



Modification du comportement exploratoire et des capacités de navigation du crapaud commun en paysage fragmenté

Alice Merle

► To cite this version:

Alice Merle. Modification du comportement exploratoire et des capacités de navigation du crapaud commun en paysage fragmenté. Biodiversité et Ecologie. Université Claude Bernard - Lyon I, 2015. Français. NNT : 2015LYO10306 . tel-01287228

HAL Id: tel-01287228

<https://theses.hal.science/tel-01287228>

Submitted on 12 Mar 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE

UNIVERSITE LYON 1

ECOLE DOCTORALE 341 - E2M2

DOCTORAT DE BIOLOGIE (arrêté du 7 Août 2006)

**Modification du comportement exploratoire et des
capacités de navigation du crapaud commun en
paysage fragmenté**

présentée et soutenue publiquement le 11 Décembre 2015 par

Alice MERLE

Supervision

Jean-Paul LENA et Sandrine PLÉNET

Jury

Jean CLOBERT (rapporteur)

Mathieu DENOEL (rapporteur)

Emmanuel DESOUHANT (examineur)

Jean-Paul LENA (examineur et directeur de thèse)

Claude MIAUD (examineur)

Sandrine PLENET (examinatrice et directrice de thèse)

Jean SECONDI (rapporteur)

Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes naturels et Anthropisés, UMR

5023, 43 bd du 11 Novembre, Villeurbanne 69100

Remerciements

Je souhaite tout d'abord remercier les rapporteurs et les examinateurs qui ont accepté d'évaluer mon travail. Je souhaite également remercier les financeurs de ce projet de thèse, c'est-à-dire l'école doctorale E2M2, la région Rhône-Alpes, le Conseil général de l'Isère 2010 et l'Université Lyon 1 (BQR 2010). Je remercie également le Laboratoire des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés ainsi que mes deux équipes d'accueil : « Ecophysiologie, Comportement et conservation » et « Biodiversité des Ecosystèmes lotiques ».

Je souhaite ensuite remercier tous ceux avec qui j'ai eu la chance de travailler, en commençant par mes encadrants. Jean-Paul, merci pour ta compréhension, ta persévérance et toutes ces discussions scientifiquement stimulantes. Sandrine, merci d'avoir pris ce temps, que tu n'avais pas forcément, pour me recueillir, me reloger, me remotiver, et pour m'apporter tout ce dont j'avais besoin tout au long de ma thèse. Merci pour tes encouragements, ton soutien, ton positivisme et ta bonne humeur. Emilien, ce fut un réel plaisir de travailler avec toi, ta motivation et ta bonne humeur sont revitalisantes. Toutes ces discussions scientifiques ont été un réel cadeau. Je suis heureuse de finir cette thèse aujourd'hui, et je n'y serais pas arrivée sans vous trois.

Merci à tous les stagiaires qui m'ont donné leur temps, leur enthousiasme, leur bonne humeur et ont bien souvent également donné leurs soirées, leurs week-ends et leurs nuits à ma thèse. Votre travail a tout simplement été monumental et m'a permis de respirer. J'ai pris un réel plaisir à travailler en votre compagnie. Merci Faustin, Mylène, Marie-Eugénie, Paul, Joshua, Sébastien, Clarisse, Benjamin, Jean-Baptiste, Olivier, Pierre, Elodie, Marianne, Louise, Clémence.

Un grand merci à Ludo et Antonin pour leurs coups de mains innombrables et leur soutien. Merci à Henri pour tout ton travail et tes nombreux dépannages. Merci également à Angeline pour ton travail et toute ta bonne volonté. Merci enfin à Lara et Nadjette pour leur professionnalisme, leurs compétences et leur bonne humeur.

Merci à tous les docteurs et doctorants avec qui j'ai passé de bons moments au labo et ailleurs : Clémentine, Julia, Natacha, Julien, Kath, les Jérôme, Loïc et Chombi Brepsons, David, Thomas, Mathieu, Cécile, Morgane, Jérémy, Mathilde. Merci également pour tous les coups de mains que vous m'avez rendus qui m'ont souvent vraiment sauvée.

Merci à tous ceux qui ont été là, qui m'ont écouté, soutenu, remotivé, encouragé, sorti, qui ont été, même un instant une bouffée d'oxygène, un rayon de soleil. La liste est longue et j'en oublie sûrement et je prie les oubliés de m'en excuser. Merci à Clémentine, Suzanne, Claire, Sara, Anaïs, Alex, Madeline, Laura, Solenn, Avelyne, Malou, Nico, Bruno, Benjamin, Myriame, Ollie, Benjamin et Denis Kuperberg, Minh, Florent, Boris, Didine, Fanny, Domi, Anne Cachat, Clément Debin, Clément Thorey, Denis, Adri, Elena, Flours, Frantzouille, Lor, Manu, Viviane, Marie Matisse, Pauline, Laurie, Yannou, Marika, Michaël et Suzanne, Simon, Mathieu, Thomas.

Merci à ceux qui m'ont offert leurs conseils et m'ont guidé ces dernières années, merci Evelyne, Jacques, George, Claire, Anne-Aure, Dominique, Nicolas.

Merci également à ceux qui me soutiennent, m'encouragent et me permettent de grandir depuis toujours. Merci à mes parents, merci Olivier et merci Roxane. Merci à ma très chère grand-mère, mes oncles et mes tantes, et, bien évidemment, mes cousins adorés. Merci Anouchka, Tatiana, Théodor, Catherine, Thibaud, Lauréna, David, Aude et tous mes petits cousins.

Enfin, un merci fantastiquement grand à Ivan, mon roc, mon fil rouge.

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1

Président de l'Université

M. François-Noël GILLY

Vice-président du Conseil d'Administration

M. le Professeur Hamda BEN HADID

Vice-président du Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire

M. le Professeur Philippe LALLE

Vice-président du Conseil Scientifique

M. le Professeur Germain GILLET

Directeur Général des Services

M. Alain HELLEU

COMPOSANTES SANTE

Faculté de Médecine Lyon Est – Claude Bernard

Directeur : M. le Professeur J. ETIENNE

Faculté de Médecine et de Maïeutique Lyon Sud – Charles Mérieux

Directeur : Mme la Professeure C. BURILLON

Faculté d'Odontologie

Directeur : M. le Professeur D. BOURGEOIS

Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques

Directeur : Mme la Professeure C. VINCIGUERRA

Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation

Directeur : M. le Professeur Y. MATILLON

Département de formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine

Directeur : Mme. la Professeure A-M. SCHOTT

COMPOSANTES ET DEPARTEMENTS DE SCIENCES ET TECHNOLOGIE

Faculté des Sciences et Technologies

Directeur : M. F. DE MARCHI

Département Biologie

Directeur : M. le Professeur F. FLEURY

Département Chimie Biochimie

Directeur : Mme Caroline FELIX

Département GEP

Directeur : M. Hassan HAMMOURI

Département Informatique

Directeur : M. le Professeur S. AKKOUCHE

Département Mathématiques

Directeur : M. le Professeur Georges TOMANOV

Département Mécanique

Directeur : M. le Professeur H. BEN HADID

Département Physique

Directeur : M. Jean-Claude PLENET

UFR Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives

Directeur : M. Y. VANPOULLE

Observatoire des Sciences de l'Univers de Lyon

Directeur : M. B. GUIDERDONI

Polytech Lyon

Directeur : M. P. FOURNIER

Ecole Supérieure de Chimie Physique Electronique

Institut Universitaire de Technologie de Lyon 1

Ecole Supérieure du Professorat et de l'Education

Institut de Science Financière et d'Assurances

Directeur : M. G. PIGNAULT

Directeur : M. le Professeur C. VITON

Directeur : M. le Professeur A. MOUGNIOTTE

Directeur : M. N. LEBOISNE

Modification du comportement exploratoire et des capacités de navigation du crapaud commun (*Bufo bufo*) en paysage fragmenté

Resumé

En augmentant la distribution des ressources dans l'espace, la fragmentation du paysage contraint le mouvement des organismes. Deux types de stratégies adaptatives antagonistes ont été mises en évidence en réponse à cette pression : une diminution ou une augmentation de la propension et de la capacité des organismes à se déplacer. La majorité de la littérature traite de la diminution des mouvements en réponse à la fragmentation du paysage. En étudiant un organisme contraint de traverser la matrice pour achever son cycle de vie (i.e. *Bufo bufo*), je me suis intéressée à la stratégie d'augmentation et d'optimisation des mouvements en réponse à la fragmentation.

Peu d'études permettent de conclure sur l'existence de plasticité phénotypique, d'effets maternels ou d'évolution des traits liés au mouvement en réponse à la fragmentation. J'ai ainsi inclus dans ma démarche expérimentale des élevages en conditions standardisées afin d'étudier l'évolution des caractéristiques du mouvement en réponse à la fragmentation. Plus précisément, j'ai étudié l'évolution des capacités de navigation en m'intéressant à la vitesse de mouvement, à la base magnétique et à l'influence de l'orientation vectorielle sur la dispersion. Je me suis également intéressée à l'évolution du comportement exploratoire en réponse à la fragmentation.

Mots clefs

mouvement animal, sélection locale, évolution rapide, évolution convergente, personnalité, comportement, champ magnétique, amphibien.

Modification of the common toad (*Bufo bufo*) exploratory behaviour and navigation capacity in response to landscape fragmentation

Summary

Landscape fragmentation increases resource distribution and constrains animal movements. Two kinds of adaptive strategy have been revealed in response to this selective pressure: an increase or a decrease of animal capacity and propensity to move. I studied the resistance strategy (i.e. increase of movements) which is poorly documented in the literature. To do so I focused on an organism facing the need to cross the matrix to achieve its life cycle (*Bufo bufo*).

Only a few studies enable to disentangle phenotypic plasticity, maternal effect and evolution of movement characteristics. I used common garden rearing and cross-breeding experiments in order to focus on the evolutionary dimension of movement characteristics changes induced by landscape fragmentation. More precisely, I studied the evolution of navigation capacities by focusing on vector orientation, its evolutionary rate, its genetic basis, its magnetic basis and its influence on dispersal. I also studied the evolution of the exploratory behaviour in response to landscape fragmentation and searched for convergent evolution of this behaviour.

Keywords

animal movement, behaviour, local adaptation, convergent evolution, rapid evolution, magnetic field, personality, amphibian.

Table des matières

| | | |
|----------|------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| I | Introduction | 13 |
| 1 | Le mouvement animal | 15 |
| 1.1 | Les différents types de mouvements | 16 |
| 1.1.1 | Mouvements journaliers et mouvements migratoires | 16 |
| 1.1.2 | Mouvements de dispersion | 17 |
| 1.2 | Les composantes phénotypiques du mouvement | 21 |
| 1.2.1 | Les capacités de mouvement | 21 |
| 1.2.2 | L'état interne | 22 |
| 1.2.3 | Les capacités de navigation | 25 |
| 1.3 | Déterminisme | 28 |
| 2 | Le mouvement en paysage fragmenté | 29 |
| 2.1 | La fragmentation du paysage : une pression de sélection | 29 |
| 2.1.1 | Définitions de la fragmentation | 29 |
| 2.1.2 | La fragmentation du paysage contraint les mouvements | 31 |
| 2.2 | Evolution des caractéristiques du mouvement en réponse à la fragmentation | 34 |
| 2.3 | La fragmentation du paysage : un terrain favorable pour l'étude des processus évolutifs | 42 |
| 2.3.1 | L'évolution convergente | 43 |
| 2.3.2 | L'évolution rapide | 44 |
| 2.3.3 | L'adaptation locale et l'isolement par adaptation | 45 |
| 3 | Objectifs et méthodologie | 47 |
| 3.1 | Objectifs généraux | 47 |
| 3.2 | Modèle d'étude | 48 |

| | | |
|------------|-----------------------------------------------------------------------------|------------|
| 3.2.1 | Les amphibiens | 48 |
| 3.2.2 | Le crapaud commun (<i>Bufo bufo</i>) | 48 |
| 3.3 | Méthodologie | 50 |
| 3.3.1 | Sélection des sites d'étude | 50 |
| 3.3.2 | Croisements inter-populations et élevage en conditions standardisées | 50 |
| 3.3.3 | Approche expérimentale | 51 |
| 3.3.4 | Objectifs initiaux et aménagements | 52 |
| 3.4 | Organisation du manuscrit | 57 |
| II | Étude de l'orientation vectorielle sélectionnée en paysage fragmenté | 59 |
| III | Évolution du comportement exploratoire en paysage fragmenté | 93 |
| IV | Discussion | 121 |
| 0.1 | Synthèse | 123 |
| 0.2 | Discussion | 124 |
| 0.3 | Perspectives | 132 |
| 0.3.1 | Orientation vectorielle | 133 |
| 0.3.2 | Comportement exploratoire | 140 |
| 0.4 | Conclusion | 142 |
| A | Comparaison de conditions de stabulations | 143 |
| | Bibliographie | 153 |
| | Table des figures | 187 |
| | Liste des tableaux | 191 |

Première partie

Introduction

Chapitre 1

Le mouvement animal

1 Les ressources nécessaires à la survie et à la reproduction des organismes (e.g.
2 énergétiques, génétiques) sont réparties de manière hétérogène dans l'espace et ceci
3 s'observe à différentes échelles spatiales : les habitats peuvent être très distants les uns
4 des autres et, au sein des habitats, les ressources peuvent être plus ou moins dispersées.
5 Le mouvement animal (i.e. tout changement de position ou déplacement) est réalisé à
6 des échelles spatio-temporelles très variables (Figure 1) et permet aux organismes de faire
7 face à cette hétérogénéité de l'environnement qui les entoure. On distingue trois types
8 de mouvements en fonction de leurs échelles spatio-temporelles et de leurs fonctions : les
9 mouvements journaliers, les mouvements migratoires et les mouvements de dispersion.
10 Ceux-ci sont détaillés dans la partie suivante.

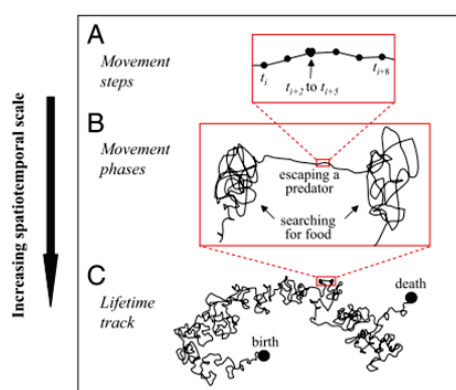


FIGURE 1 – Echelles spatiales et temporelles du mouvement d'un organisme animal (Nathan et al 2008). A) trajectoire brève en 5 étapes et un arrêt; B) trajectoire plus longue représentant 3 phases de mouvements; C) trajectoire à l'échelle de la vie de l'organisme

11 Dans ce travail, nous concentrerons notre attention sur le déplacement animal
12 qui peut être décomposé en trois phases : le départ, la transition et l'arrivée. Et nous

considérons le cas des organismes à mobilité active, i.e. les organismes qui possèdent des organes locomoteurs et des capacités sensorielles leur permettant de contrôler leurs déplacements dans leur environnement.

1.1 Les différents types de mouvements

1.1.1 Mouvements journaliers et mouvements migratoires

Les mouvements journaliers sont réalisés à une faible échelle spatiale et temporelle (Dingle et al 2007) et permettent à l'individu de répondre à ses besoins immédiats (e.g. recherche de nourriture ou d'abri, évitement de prédateurs; Semlitsch 2008). Ils sont caractérisés par une faible vitesse, une grande tortuosité et de nombreux allers et retours (Dingle 1996).

Les mouvements de migration sont, quant à eux, des mouvements relativement rectilignes permettant des changements d'habitats temporaires. Ils consistent en des allers et retours entre des habitats distants et sont, pour de nombreuses espèces, réalisés à une échelle spatiale et temporelle supérieure à celle des mouvements journaliers (Alcock 1975, Baker 1978). Ces mouvements migratoires sont orientés, persistants, coûteux en énergie, insensibles aux stimuli d'arrêts rencontrés (Piersma et al 2005, Dingle et al 2007). La migration peut être facultative lorsqu'elle permet à l'organisme de rejoindre un habitat semblable à celui d'origine mais aux conditions météorologiques plus clémentes (e.g. oiseaux migrateurs; Able et al 1998). Elle est cependant obligatoire dès lors qu'elle permet d'atteindre un habitat aux caractéristiques différentes (i.e. organismes à cycle de vie complexe; Ramenofsky et al 2007). Par exemple, beaucoup d'amphibiens adultes occupent un habitat forestier mais dépendent de points d'eau pour leur reproduction; ils effectuent ainsi des migrations annuelles entre l'habitat forestier et le milieu aquatique ([Figure 2](#); Becker et al 2007). L'existence de mouvements obligatoires à une échelle spatiale importante fait des organismes à cycle de vie complexe des sujets d'étude particulièrement intéressants.

Les mouvements journaliers et migratoires permettent de réaliser des processus de complémentation (i.e. utilisation d'habitats aux caractéristiques différentes) ou de supplémentation d'habitats (i.e. utilisation d'habitats aux caractéristiques identiques permettant d'acquérir la ressource recherchée en quantité suffisante).

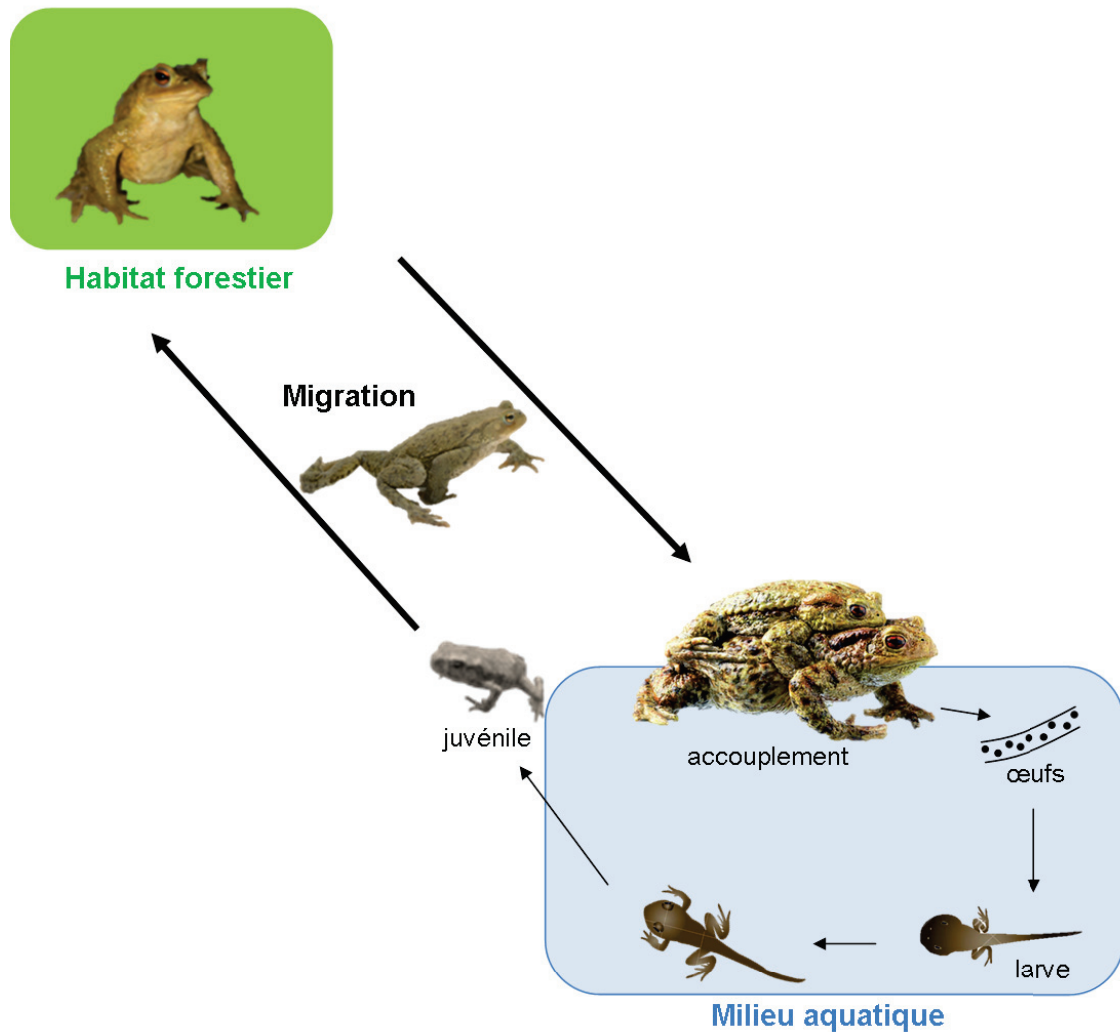


FIGURE 2 – Exemple de cycle de vie complexe d'un amphibien (*Bufo bufo*).

Les amphibiens à larves aquatiques occupent un habitat forestier pendant la majeure partie de l'année. Ils effectuent une migration annuelle vers un milieu aquatique pendant la période de reproduction, s'accouplent, déposent leurs œufs et regagnent ensuite la forêt. Les larves se développent dans l'eau jusqu'à la métamorphose. Les juvéniles, occupent comme les adultes le milieu terrestre. Ils effectuent leur première migration vers la forêt peu de temps après la métamorphose.

1.1.2 Mouvements de dispersion

Caractéristiques et rôles de la dispersion

La dispersion est fondamentalement différente des autres mouvements pour de nombreuses raisons, l'une d'entre elles étant qu'elle s'effectue, au maximum, une fois au cours de la vie de l'individu. Elle peut être définie comme un mouvement facultatif par lequel le dispersant quitte définitivement son lieu de résidence afin de rejoindre un autre groupe de reproduction (Clobert et al 2001, Dingle 1996). Les mouvements de dispersion sont généralement réalisés à une échelle spatiale et temporelle supérieure à celle des autres types de mouvements. La destination est *a priori* inconnue (Hamilton et al 1977,

Johnson et al 1990). Cependant certaines études montrent que les individus peuvent investir beaucoup d'énergie dans des mouvements de prospection permettant d'acquérir des informations sur la qualité des habitats avoisinants (Reed et al 1999, Baker et al 2004).

Forces évolutives influençant la dispersion

En quittant son habitat d'origine, le dispersant peut coloniser de nouveaux habitats ou intégrer de nouvelles populations. La dispersion permet ainsi de limiter la compétition entre apparentés et la compétition intra-spécifique, ainsi que d'éviter les problèmes de consanguinités engendrés par la reproduction entre apparentés. La dispersion influence ainsi les processus démographiques et les caractéristiques génétiques des populations et conditionne le potentiel adaptatif des populations (i.e. le potentiel de réponse des populations aux pressions de sélection). Ces forces évolutives sont difficiles à distinguer les unes des autres et varient dans le temps et dans l'espace.

La dispersion peut ainsi augmenter la fitness du dispersant, celle de ses descendants (cf Encadré 1) et celle des individus apparentés (i.e. fitness inclusive). Cependant les conséquences sur la fitness peuvent être très négatives puisque la dispersion est coûteuse en temps et en énergie et est associée à de forts risques de mortalité (Bonte et al 2012, Heino et al 2001, Bonte et al 2006). La dispersion peut donc avoir une influence positive ou négative sur la fitness en fonction des situations.

Encadré 1 : Dispersion et fitness des descendants

En s'établissant dans une population, le dispersant apporte du matériel génétique étranger et permet ainsi la création d'une descendance hybride qui peut présenter une fitness différente de celle des résidents. Les hybrides peuvent avoir une fitness plus élevée que celle des résidents, notamment lorsque la population d'établissement est consanguine (i.e. effet hétérosis). Cependant, il arrive que la fitness de la descendance soit inférieure à celle des résidents. Ce phénomène appelé *outbreeding depression* est observé quand la population d'accueil du dispersant présente des caractéristiques génétiques différentes de sa population d'origine. Ceci s'observe quand des populations ont évolué indépendamment des populations voisines en raison de leur isolement ou de l'existence de pressions de sélection divergentes (i.e. l'adaptation locale; Kawecki et al 2004).

L'outbreeding depression est attribué à la rupture d'interactions génétiques favorables au sein du génome : complexes de gènes coadaptés ou interactions épistatiques (Lynch et al 1991). En réduisant la fitness inclusive des dispersants, *l'outbreeding depression* restreint les flux de gènes effectifs entre les populations et limite l'effet homogénéisant de la dispersion. La dispersion est ainsi un mouvement particulièrement complexe puisqu'elle influence le potentiel adaptatif des populations et est également indirectement contrainte par ces adaptations.

Facteurs influençant la dispersion

Comme tout déplacement, la dispersion est décomposée en trois étapes indépendantes (Clobert et al 2005, Baguette et al 2007) appelées émigration (i.e. le fait de quitter l'habitat d'origine), transition (i.e. le fait de se déplacer dans l'environnement) et immigration¹ (i.e. le fait de s'établir dans un nouvel environnement). Selon le cadre théorique de la dispersion proposé par Clobert et al (2009), chacune de ces étapes est influencée par l'environnement (condition-dépendance²) et par des caractéristiques internes à l'individu (phénotype-dépendance) (Figure 3).

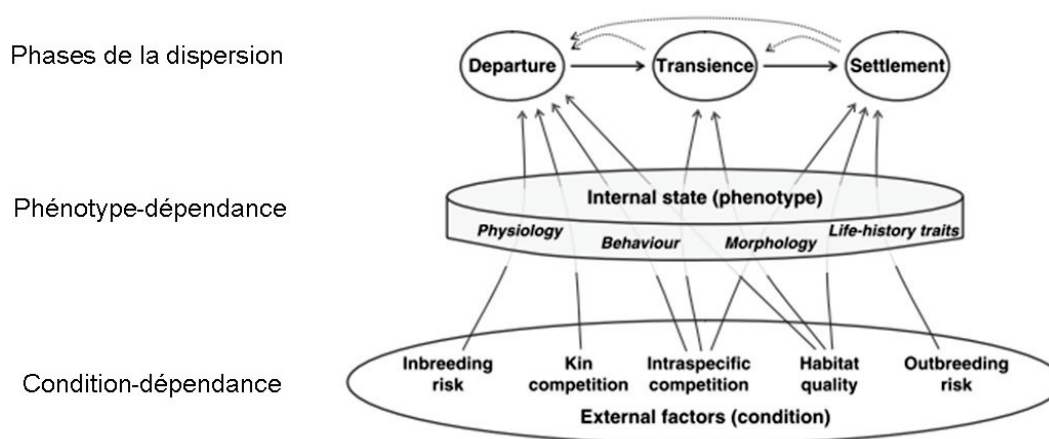


FIGURE 3 – Représentation des facteurs influençant la dispersion proposée par Clobert et al 2009. Les trois étapes de la dispersion sont représentées sur la première ligne. Chacune de ces trois étapes dépend du phénotype de l'individu considéré et est également influencé par les facteurs externes.

1. En raison de cette étape d'immigration, les dispersants sont souvent appelés « migrants » ou « immigrants » dans la littérature. J'éviterai par la suite cette appellation ambiguë qui provoque un risque de confusion avec les mouvements de migration décrits dans la section du dessus.

2. Ou encore contexte-dépendance

Les dispersants présentent généralement des caractéristiques phénotypiques différentes de celles des résidents (i.e. les individus qui ne dispersent pas). Cette phénotype-dépendance peut affecter les traits d'histoire de vie, la physiologie, la morphologie et le comportement de l'individu (Clobert et al 2009, Ronce et al 2012). Les traits associés à la dispersion sont généralement corrélés entre eux, ils constituent ainsi un syndrome de dispersion (Ronce et al 2012). Il a par exemple été montré que les individus les plus mobiles, agressifs et courageux, sont plus enclins à disperser que les autres et qu'ils présenteraient de meilleures chances de disperser avec succès (Bonte et al 2012, Clobert et al 2009, Cote et al 2012a). Cette phénotype-dépendance de la dispersion permettrait de limiter les coûts associés à la dispersion.

La condition-dépendance peut se faire de deux manières. Tout d'abord, l'environnement affecte le développement de l'organisme et donc le phénotype des individus (Cam et al 2003). Il influence ainsi la dispersion indirectement en impactant la phénotype-dépendance (Balbontin et al 2009, Bonte et al 2012, Martin et al 2007). Ensuite, les caractéristiques abiotiques (e.g. couvert végétal, substrat, stimuli olfactifs, auditifs, visuels, température, humidité) ou biotiques (e.g. présence de congénères, prédateurs) de l'environnement peuvent directement faciliter ou contraindre le mouvement (Cline et al 2014, Chaput-Bardy et al 2010, Clobert et al 2009). Ces caractéristiques environnementales peuvent être perçues et intégrées par les organismes et permettre une prise de décision informée lors de chaque étape de la dispersion (i.e. dispersion informée ; Clobert et al 2009, Delgado et al 2014).

Du fait de son influence sur les processus évolutifs, la dispersion est le type de mouvement le plus représenté dans la littérature. Bien que les trois types de mouvements soient réalisés à des échelles spatiales et temporelles très différentes, les connaissances acquises sur la dispersion permettent de considérer ces trois types de mouvements sous un autre angle. On peut par exemple appliquer cette idée de condition-dépendance et de phénotype-dépendance aux mouvements journaliers et de migration. Tout mouvement est condition-dépendant puisqu'il permet de faire face à l'hétérogénéité de l'environnement (e.g. disponibilité des ressources, occupation de l'habitat). L'existence d'une dépendance au phénotype est cependant plus rarement étudiée dans la littérature dans le cadre des mouvements journaliers et de migration, mais est belle et bien présente (e.g. Able et al 1998, Berthold et al 1992, Janin et al 2012a, Johnson et al 2007, Pardi et al 1983, Sih

et al 2003, Turlure et al 2010). Cette variabilité interindividuelle mérite une attention particulière puisqu'elle peut constituer le prérequis à l'évolution des caractéristiques du mouvement en réponse à des pressions de sélection.

1.2 Les composantes phénotypiques du mouvement

Cette partie vise à détailler les traits phénotypiques impliqués dans le mouvement animal ainsi que leur variabilité. Elle est inspirée du cadre théorique mécanistique du mouvement proposé par Nathan et al (2008, Figure 5) qui considère que le mouvement animal est la conséquence de l'interaction entre les facteurs environnementaux et les traits phénotypiques du mouvement. Ces derniers peuvent être regroupés selon leurs fonctions en trois composantes qui interagissent entre elles : les capacités de mouvement, l'état interne de l'individu et les capacités de navigation. L'état interne et les capacités de navigation seront plus particulièrement détaillés car ils sont l'objet d'étude de ce travail.

1.2.1 Les capacités de mouvement

Les capacités de mouvement font référence à tous les traits influençant les capacités locomotrices des individus (Nathan et al 2008). Elles vont dépendre de caractéristiques morphologiques telles que la taille de l'animal, la forme et la taille des organes locomoteurs, la masse musculaire (Figure 4, Dahirel et al 2015, Huey et al 1990, Miles et al 1995, Desrochers 2010, Phillips 2006, Turlure et al 2010, Van Dyck et al 1999) mais également des caractéristiques métaboliques (Ellerby et al 2001, Huey et al 1990, Hanski et al 2004). Dans le modèle mécanistique proposé par Nathan et al (2008), les capacités de mouvements sont considérées comme des caractéristiques fixes et immuables. Notons cependant qu'elles dépendent du sexe, de l'âge et de l'environnement et varient ainsi entre individus et populations (Dahirel et al 2015, Ducatez et al 2012, Ellerby et al 2001, Hanski et al 2004, Huey et al 1990, Phillips 2006, Turlure et al 2010, Watkins 1996). Les capacités de mouvement peuvent également varier au cours de la vie de l'individu (Stjernholm et al 2005, Ellerby et al 2001). C'est par exemple le cas chez l'anguille (*Anguilla anguilla*) où la nature et la puissance des muscles locomoteurs changent avant la migration vers le site de reproduction (Ellerby et al 2001).

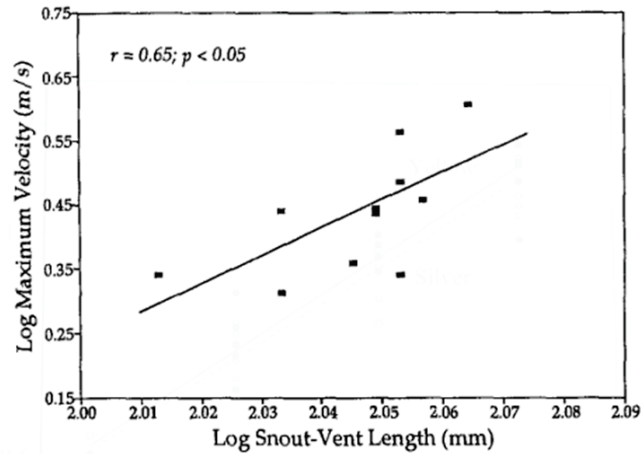


FIGURE 4 – Relation entre la taille du corps et la vitesse de déplacement d’un iguane (Miles et al 2004).

1.2.2 L’état interne

L’état interne regroupe les conditions physiologiques et psychologiques de l’individu qui vont influencer les décisions liées au mouvement. Dans le modèle mécanistique de Nathan et al (2008), cette composante est dynamique et est continuellement influencée par des facteurs qui varient dans le temps et dans l’espace (e.g. présence de prédateur, état de satiété, quantité de réserves énergétiques). La quantité de ressources va, par exemple, influencer le jour et la direction de migration de certains oiseaux migrateurs (Smolinski et al 2012). Le taux d’hormones de stress va influencer la propension des lézards à disperser (taux de corticostérone prénatal, Meylan et al 2002) ou la vitesse de déplacement des éléphants (Jachowski et al 2013).

Cependant, l’état interne présente également une composante persistante. Les décisions liées au mouvement vont en effet dépendre de traits comportementaux constants au cours du temps et des situations : les traits de personnalité (Réale et al 2010). Ces différences interindividuelles comportementales sont facilement observables lors de la découverte d’un environnement inconnu et peuvent être classées selon les axes suivants : le comportement exploratoire, l’activité, la sociabilité, la témérité (Réale et al 2007). Ainsi face à des situations similaires, les individus font des choix différents qui dépendent de leur personnalité (Bell et al 2004, Johnson et al 2007, Sih et al 2003, Sih et al 2012). Par exemple, les larves de salamandres téméraires s’exposent aux prédateurs, acquièrent des ressources et payent un fort coût de prédation alors que les

180 larves plus timides s'exposent plus rarement aux prédateurs ce qui limite l'acquisition
181 de ressources (Sih et al 2003). Différentes personnalités peuvent ainsi être associées à
182 différentes stratégies adaptatives, qui se révèlent plus ou moins adaptatives en fonction
183 des environnements (Sih et al 2003, Sih et al 2004, Sih et al 2012). On s'attend en effet
184 à ce que la stratégie téméraire se développe dans les environnements où la pression
185 de prédation est faible, mais qu'elle reste minoritaire dans les environnements où les
186 prédateurs sont nombreux. Il a ainsi été avancé que les variations environnementales
187 permettraient de maintenir les variations interindividuelles ou inter-populationnelles de
188 personnalité (Sih et al 2012, Réale et al 2007).

189

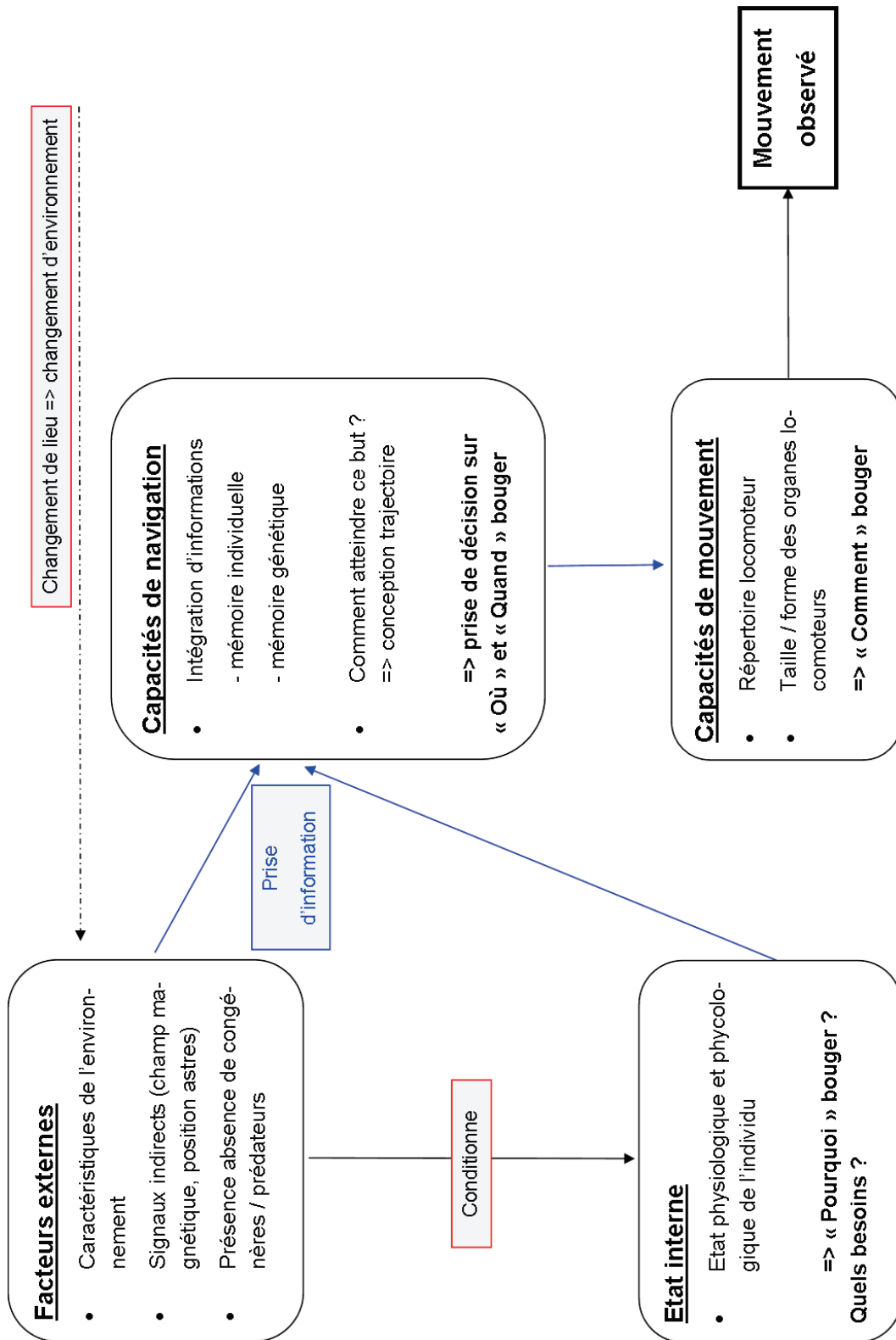


FIGURE 5 – Représentation simplifiée du cadre théorique du mouvement (modifié d'après Nathan et al 2008)

Selon ce cadre théorique le mouvement d'un organisme résulte de l'interaction entre les facteurs externes, l'état interne, les capacités de navigation et les capacités de mouvement. Seules les interactions essentielles à la compréhension de base du « pourquoi » et du « comment » mouvement sont ici présentées pour des raisons de clarté.

1.2.3 Les capacités de navigation

Les capacités de navigation peuvent être définies comme la capacité d'un organisme à construire une trajectoire lui permettant de rejoindre une cible distante (Able 2003). L'organisme peut utiliser des signaux³ directs qui proviennent de la cible (stimuli visuels, olfactifs, auditifs ; Merckx et al 2007, Öckinger et al 2012, Turlure et al 2011) ou utiliser des signaux indirects comme une boussole (champ magnétique terrestre et position des astres, Landler et al 2011, Diego-Rasilla et al 2002, Quinn 1980, Lohmann 1991, Wiltschko et al 2010).

L'utilisation des signaux directs va dépendre des capacités de perception de l'organisme, c'est-à-dire de la distance maximale à laquelle les signaux émis par une cible peuvent être perçus (Flaherty et al 2008). Bien que ces capacités de perceptions soient considérées comme relativement constantes par Nathan et al (2008), celles-ci peuvent varier au cours de la vie de l'individu (Nakazawa et al 2009), d'un individu à l'autre (Öckinger et al 2012, Merckx et al 2007) et varient dans l'espace et dans le temps (Schooley et al 2003, Forero-Medina et al 2009, Flaherty et al 2008, Prevedello et al 2010b). Elles sont notamment dépendantes des conditions météorologiques car l'illumination et la couverture lumineuse affectent la perception des signaux visuels (Flaherty et al 2008) et le vent perturbe la perception des stimuli olfactifs (Schooley et al 2003). L'utilisation des signaux directs n'est ainsi pas toujours fiable et l'utilisation de signaux indirects en complément peut se révéler intéressante même pour des trajets sur de courtes distances (Wyeth 2010, Janin 2010).

Les signaux indirects sont toujours utilisés conjointement à des connaissances sur l'environnement qui ont été acquises au cours de la vie de l'animal (e.g. structures paysagères, anomalies magnétiques et stimuli olfactifs connus ; Lohmann 1994, Lohmann et al 2008). De nombreux animaux migrants sur de longues distances sont également capables d'utiliser des informations héritées génétiquement pour atteindre une cible située en dehors de leur champ de perception (cap à suivre, carte héritée ; Able 2003, Helbig 1991, Mouritsen et al 2013, Thorup et al 2007). Ce phénomène appelé orientation vectorielle a par exemple été montré chez les papillons Monarques qui, peu après leur métamorphose, suivent de manière innée un cap Sud-Ouest pendant 4 000 km. Cette longue migration

3. Le terme signal, couramment utilisé dans la littérature, n'est pas à prendre dans le sens de communication intentionnelle. Les signaux directs font référence, dans ce domaine, à des indices et signatures émis par l'environnement ou laissés (de manière intentionnelle ou non) par d'autres organismes.

permet aux individus naïfs d'atteindre leur site d'hivernage au Mexique (Mouritsen et al 2013). De par l'utilisation d'informations héritées, ce phénomène n'est mis en évidence que sur des individus dits naïfs : individus qui réalisent leur première phase de mouvement (i.e. primo-migrants). L'orientation vectorielle est un phénomène très étudié chez les oiseaux migrateurs (Berthold et al 1992, Helbig 1991) et les tortues marines (Lohmann et al 2007, Lohmann et al 2012) et une phénotype-dépendance a été mise en évidence (Berthold et al 1992, Pardi et al 1983). La direction de migration varie en effet d'un individu à l'autre (Berthold et al 1992, Janin 2010) et est transmise à la descendance (Helbig 1991, Pardi et al 1983).

Dans le cadre mécanistique de Nathan et al (2008), la trajectoire d'un animal en mouvement naît de l'interaction entre l'état interne, les capacités de mouvement, les capacités de navigation et l'environnement (Figure 5). Si l'on considère ce modèle mécanistique d'un point de vue évolutif, l'environnement prend un rôle tout à fait différent. Il n'est alors plus un simple facteur physique qui facilite ou empêche le mouvement, mais un ensemble de pressions de sélections qui vont influencer l'évolution des traits phénotypiques liés au mouvement. Si les caractéristiques du mouvement possèdent des bases génétiques, elles sont susceptibles d'évoluer en réponse aux pressions de sélections imposées par l'environnement.

Encadré 2 : Phénotype du mouvement, couplage et plasticité

Les pressions de sélection s'exerçant sur le mouvement peuvent varier d'un environnement à l'autre (Sih et al 2003, Sih et al 2004, Merckx et al 2006a), d'un type de mouvement à l'autre (e.g. mouvement journalier ou dispersion, Van Dyck et al 2005) et d'une phase de vie à une autre (e.g. phase larvaire ou adulte, Bell et al 2004, Johansson et al 2010). Ces variations à l'échelle de la vie de l'individu peuvent être problématiques dès lors qu'un trait est adaptatif dans un environnement et non-adaptatif dans un autre. En effet, de nombreuses caractéristiques du mouvement ne sont pas plastiques (e.g. capacités de locomotion : Ellerby et al 2001, capacité de perceptions : Nakazawa et al 2009) mais persistantes au cours du temps (e.g. personnalité : Sih et al 2004). Les phénotypes exprimés à différentes étapes de la vie sont ainsi dépendants les uns des autres. L'existence de ces corrélations également appelée couplages, peut engendrer un coût pour l'individu successivement soumis à des pressions de sélection différentes

(Sih et al 2004, Pechenik et al 1998). L'activité diurne des larves de salamandres (*Ambystoma barbouri*) est particulièrement adaptative dans un environnement dépourvu de prédateurs, cependant, elle engendre un coût important si l'individu rejoint un point d'eau poissonneux (Sih et al 2003). Notons cependant que certains traits persistants au cours de la vie, les traits comportementaux par exemple, peuvent présenter une certaine plasticité en fonction des contextes (Johnson et al 2007, Dingemanse et al 2009). En effet, même si certaines araignées (*Dolomedes triton*) sont plus téméraires que d'autres, il existe des variations intra-individuelles de la témérité en fonction du contexte (e.g. présence ou absence de nourriture, Johnson et al 2007). Cette plasticité est cependant limitée et génère des conflits qui peuvent être responsables de comportements mal-adaptatifs dans certaines situations (Riechert et al 1993, Sih et al 2003). La présence de ces traits persistants est alors le résultat d'un compromis évolutif : les bénéfices associés à ces traits à un moment de la vie sont supérieurs aux coûts qu'ils engendrent à un autre moment (Sih et al 2003). La présence de couplage peut également impliquer l'existence d'un phénotype pseudo-optimal dans tous les contextes (Sih et al 2003).

Encadré 3 : Syndrome de mobilité

Les composantes pouvant être soumises à des pressions de sélections communes, leur évolution est susceptible d'être interdépendante et de donner naissance à l'existence de syndromes de mobilité (Ducatez et al 2012). Un syndrome fait référence à la présence de corrélations entre plusieurs traits phénotypiques exprimés par un individu (Sih et al 2004, Ronce et al 2012). Dans le cadre d'un syndrome de mobilité, ces traits phénotypiques corrélés peuvent être liés à l'état interne (e.g. motivation à traverser des bordures, propension à disperser, témérité, Cote et al 2010, Holekamp 1986, Videlier et al 2014), aux capacités de mouvements (e.g. taille et forme des organes locomoteurs, puissance musculaire, O'Rian et al 1996, Dahirel et al 2005, Ducatez et al 2012) ainsi qu'aux capacités de navigations (e.g. capacité de perception, Merckx et al 2006a). Un syndrome de mobilité a par exemple été mis en évidence chez les escargots : certaines espèces explorent lentement, adoptent une trajectoire tortueuse, sont peu enclines à franchir une barrière d'habitat (état interne) et sont caractérisées par un organe locomoteur de petite taille (capacités de mouvement, Dahirel et al 2005). La covariation des traits permet l'existence de phénotypes particulièrement efficaces dans certaines conditions (i.e.

syndrome de dispersion, Ronce et al 2012). Chez le crapaud buffle (*Rhinella marina*), les dispersants qui colonisent de nouveaux habitats possèdent de grandes pattes postérieures (Phillips et al 2006) et dispersent préférentiellement dans la direction du front de colonisation (Brown et al 2014).

1.3 Déterminisme

La variabilité des traits liés aux mouvements peut être en partie expliquée par l'hétérogénéité environnementale et la plasticité phénotypique (Drent et al 2003, Quinn et al 2009, Watkins 1996, Teplitsky et al 2003). C'est par exemple le cas chez les têtards de *Rana dalmatina*, *Hyla arborea* and *Rana ridibunda*, qui développent de plus grandes queues lorsqu'ils grandissent en présence de poissons prédateurs (Teplitsky et al 2003). Les effets maternels peuvent également expliquer une part de la variabilité des caractéristiques du mouvement. Il a par exemple été montré que le comportement de dispersion des juvéniles dépend de l'état de santé de la mère pendant la gestation (stress : Meylan et al 2002; âge : Ronce et al 1998; charge parasitaire : Sorci et al 1994; températures : Massot et al 2002). Enfin, une part importante de la variabilité des caractéristiques du mouvement est expliquée par des facteurs génétiques (Liedvogel et al 2011). Ceux-ci influencent notamment la morphologie des organes locomoteurs (Roff 1986), la personnalité (Dingemanse et al 2003, van Oers et al 2005), le comportement exploratoire (Fidler et al 2007, Korsten et al 2010, Mueller et al 2013, Haag et al 2005), la propension à disperser, la direction (Helbig 1991) et le timing de la migration (O'Malley et al 2008, O'Malley et al 2010). Il est généralement avancé que les traits liés au mouvement sont sous l'influence de nombreux gènes (i.e. régulation polygénique; Roff et al 2001, Roff et al 2007, Clobert et al 2004). De nombreuses caractéristiques du mouvement reposent sur des bases génétiques et varient entre individus. Les caractéristiques du mouvement sont ainsi susceptibles d'évoluer en réponse aux pressions de sélections imposées par l'environnement.

Chapitre 2

Le mouvement en paysage fragmenté

2.1 La fragmentation du paysage : une pression de sélection

2.1.1 Définitions de la fragmentation

Les activités humaines conduisant à la fragmentation du paysage existent depuis le néolithique (Saunders 1990). La fragmentation du paysage n'est donc pas une contrainte nouvelle. Cependant, l'intensification récente de l'usage des terres modifie le paysage à une ampleur et une vitesse bien supérieure à celle des phénomènes naturels (e.g. inondations, incendies ; Foley et al 2009) et constitue ainsi le premier facteur d'érosion de la biodiversité (Sala et al 2000).

Au sens large, la fragmentation du paysage fait référence à la transformation des terres par des causes anthropiques ou naturelles (Forman 1995). L'habitat est découpé en un ensemble de parcelles d'habitat original (i.e. patches) séparées les unes des autres par une matrice de nouveaux habitats (Figure 6, Wilcove et al 1986). La fragmentation induite par les activités anthropiques génère une matrice composée de parcelles agricoles, de pâturages, de routes, de zones urbaines et industrielles (Saunders 1990). La fragmentation est un processus à l'échelle du paysage qui résulte de deux processus concomitants : la perte d'habitat et la fragmentation *stricto sensu*¹ de celui-ci (Figure 6).

La réduction de la surface d'habitat implique une diminution des ressources disponibles et limite ainsi drastiquement la taille des populations (Margules et al 1994, Foster et al 1991, Robinson et al 1992, Schweiger et al 1999). La fragmentation *stricto*

1. Attention à ne pas confondre la fragmentation *stricto sensu* qui fait référence à la ségrégation des patches d'habitats dans l'espace (i.e. configuration spatiale des patches) et la fragmentation du paysage au sens large qui regroupe à la fois la perte d'habitat et la fragmentation de celui-ci.

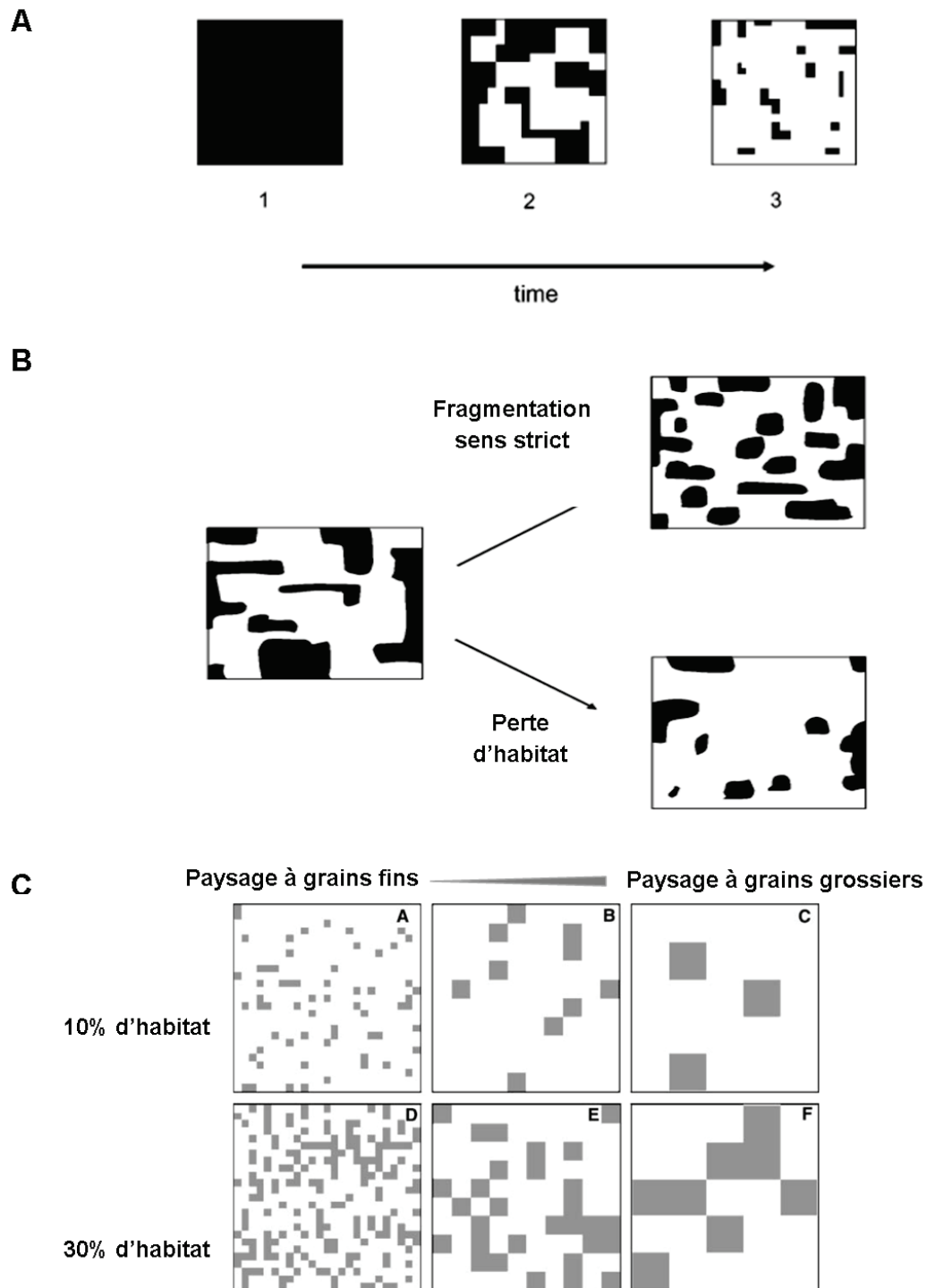


FIGURE 6 – La fragmentation du paysage.

A) Augmentation de la fragmentation de l'habitat au cours du temps : l'habitat est représenté en noir, la matrice en blanc. B) Processus impliqués dans la fragmentation du paysage. C) Illustration de la notion de la taille du grain : une même surface d'habitat peut être répartie différemment dans le paysage. Les figures A et B sont adaptées de Fahrig et al 2003, Fig C de Romero et al 2009.

sensu de l’habitat fait référence au fait qu’une même surface d’habitat peut être distribuée en patches plus ou moins grands et plus ou moins isolés les uns des autres (Figure 6). Ces différents paysages peuvent être décrits par la taille du grain (i.e. surface moyenne ou diamètre moyen des patches d’habitats, Forman 1995). Alors qu’un paysage à grains fins est constitué de nombreux patches de petites tailles généralement proches les uns des autres, un paysage à grains grossiers fait référence à de grands patches généralement distants les uns des autres (Figure 6). La configuration spatiale de l’habitat (i.e. fragmentation *stricto sensu*) affecte à la fois les caractéristiques physiques de l’habitat (e.g. température, humidité) et la connectivité entre les patches. La présence de matrice autour des patches d’habitat modifie les flux d’énergie, d’air et d’eau dans l’habitat (Saunders 1990). Cet effet est appelé effet bordure car il est particulièrement fort en bordures de patches (Saunders 1990). Le couvert végétal faible des terres arables restreint, par exemple, les flux hydriques. L’hygrométrie au sol est ainsi faible dans les cultures et en bordures de patches situés à proximité des cultures (Kapos 1989). La fragmentation *stricto sensu* affecte également l’accessibilité des patches d’habitats (i.e. connectivité structurale, Auffret et al 2015, Janin et al 2010). Les patches d’habitats vont en effet être plus ou moins accessibles en fonction de leur isolement géographique (i.e. distance jusqu’au patch le plus proche ; Fahrig 2003), de la nature de la matrice les séparant, de la présence de corridors ou de barrières entre ceux-ci.

La fragmentation du paysage affecte ainsi la taille, la connectivité et la qualité de l’habitat. Elle a tendance à générer des petites populations, isolées génétiquement caractérisées par une faible diversité génétique (Dixo et al 2009, Luquet et al 2011, Johansson et al 2007, Templeton et al 2001, Radespiel et al 2014, Young et al 1996). Ces populations présentent un potentiel adaptatif réduit et sont souvent soumises à la dérive génétique (Johansson et al 2007, Templeton et al 2001). En d’autres termes, elles répondent de manière non optimale aux pressions de sélections et sont sujettes à l’extinction (Templeton et al 2001).

2.1.2 La fragmentation du paysage contraint les mouvements

En augmentant l’hétérogénéité du paysage, la fragmentation du paysage contraint drastiquement le seul élément permettant de faire face à cette hétérogénéité : le mouvement. Deux types d’approches ont été mises en œuvre pour comprendre l’influence

de la fragmentation sur le mouvement : des approches mécanistiques (ci-après) et des approches évolutives (cf 2.2). Ce paragraphe est une synthèse des études portant sur les contraintes imposées par la fragmentation sur le mouvement animal.

La contrainte dépend de l'organisme considéré

Un même paysage est perçu différemment par différentes espèces car la dimension du domaine vital, les capacités de perception et de locomotion diffèrent d'un organisme à l'autre. La fragmentation du paysage va ainsi influencer les espèces différemment en fonction du grain fonctionnel (i.e. échelle à laquelle un organisme donné perçoit l'hétérogénéité spatiale de l'habitat ; Figure 7, Romero et al 2009, Baguette et al 2007). La notion de grain fonctionnel sera systématiquement sous-entendue par la suite. Les termes « paysage à grains fins » et « paysage à grains grossiers » feront ainsi référence à la manière dont un organisme perçoit son environnement et non pas à l'échelle spatiale de la fragmentation.

L'accessibilité d'un lieu (et donc les coûts de déplacements vers ce lieu) va également varier en fonction de la nature de la matrice traversée et de l'espèce qui la traverse (i.e. connectivité fonctionnelle Belisle et al 2005, Betts et al 2015, Janin 2010). Elle dépend des capacités de locomotion (Bélisle et al 2001) et de navigations (Fletcher et al 2013, Pe'er et al 2011) de l'organisme étudié dans chaque type de matrice.

Coûts des mouvements en paysage fragmenté

La traversée de la matrice est associée à de forts risques de mortalité et à des coûts énergétiques importants qui peuvent affecter la fitness de l'individu sur le long terme (Gibbs et al 2010b, Roff 1977). Les risques de mortalité augmentent avec la distance entre les patches (e.g. Matter et al 2004, Schtickzelle et al 2006) et sont majoritairement induits par l'exposition à la prédation (Vanvuren et al 1994, Sakai et al 1997, Smith et al 2006, Rittenhouse et al 2008), l'épuisement des ressources énergétiques, l'écrasement et la déshydratation (Rothermel et al 2006, Cline et al 2014, Rittenhouse et al 2008).

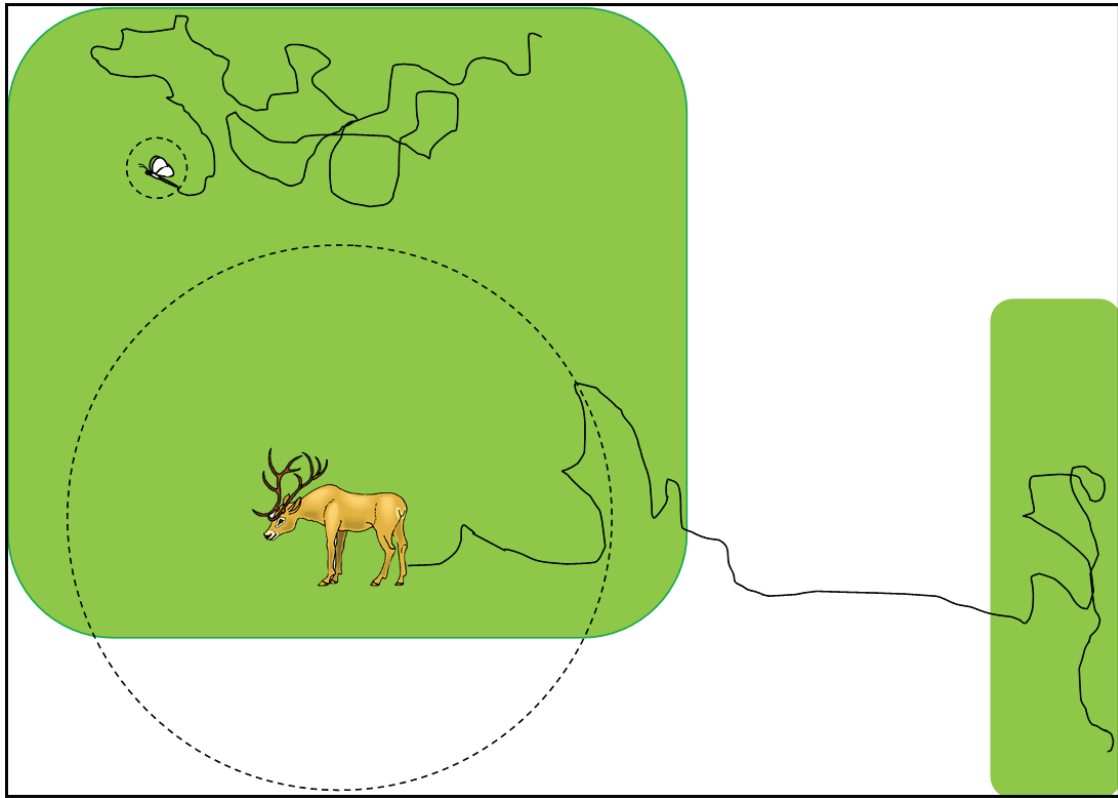


FIGURE 7 – Illustration de la notion de grain fonctionnel et de taille de grain (relation entre l'échelle de la fragmentation et les capacités de perceptions de différents organismes).

Dans cet exemple, un même paysage est perçu comme un paysage à grains grossiers par le papillon et comme un paysage à grains fins par le cerf. En effet, les capacités de perceptions du papillon sont faibles par rapport à l'échelle de la fragmentation (la taille du grain du paysage est supérieure au grain fonctionnel de l'organisme). Il perçoit le paysage fragmenté uniquement lorsqu'il rencontre une bordure d'habitat. Le cerf perçoit le paysage fragmenté quasiment tout le temps (la taille du grain du paysage est inférieure au grain fonctionnel) et doit utiliser les ressources de plusieurs patches pour accomplir son cycle de vie.

Conséquences de la fragmentation sur les mouvements réalisés

Alors que les organismes préfèrent les trajectoires tortueuses dans les patches, ils adoptent généralement des trajectoires rectilignes lorsqu'ils traversent la matrice (Baars 1979, Schultz 1998, Doncaster et al 2001, Goodwin and Fahrig 2002, Johnson et al 2002, Baguette 2003, Hein et al 2005, Schtickzelle et al 2007). Ces modifications des trajectoires permettrait de limiter le temps passé dans la matrice et ainsi les coûts associés à la traversée de la matrice (Fahrig 2007, Zollner et al 1999, Schtickzelle et al 2007).

Dans un paysage à grain fin, l'hétérogénéité du paysage est fortement perçue et affecte les mouvements journaliers (Figure 7 cas du cerf, Romero et al 2009). L'hypothèse de la distribution des ressources propose que la distribution géographique des ressources conduise à une augmentation du domaine vital des organismes (Johnson et al 2002). Il a en effet été montré que les organismes occupent des territoires plus grands (Langen

et al 1998, Losada-prado et al 2014) et parcourent de plus grandes distances lorsqu'ils recherchent de la nourriture en paysage fragmenté (Marable 2012, Desrochers 2010). Dans un paysage à grain grossier, l'hétérogénéité du paysage est perçue par l'organisme de manière occasionnelle. Elle affecte donc peu les mouvements journaliers qui se concentrent à l'intérieur d'un patch (Figure 7 cas du papillon). Elle peut cependant avoir un impact sur les mouvements réalisés à une plus grande échelle spatiale tels que la migration et la dispersion (Baguette et al 2007, Bonte et al 2003, Janin et al 2012a).

Les études génétiques permettent d'aborder l'impact de la fragmentation sur les mouvements de manière indirecte. Elles montrent que les populations en paysages fragmentés sont généralement génétiquement plus isolées qu'en paysages non fragmentés (Bergl et al 2007, Radespiel et al 2014, Young et al 1996). Cette structuration génétique accrue est en partie la conséquence de la diminution des flux géniques entre populations (Coulon et al 2004, Pérez-Espina et al 2012).

2.2 Evolution des caractéristiques du mouvement en réponse à la fragmentation

Comprendre l'influence de la fragmentation sur les processus évolutifs et écologiques présente un enjeu scientifique et sociétal (Hunter 2002). Cependant, trop d'études ignorent encore la dimension évolutive en écologie du paysage (Baguette et al 2007). Notre compréhension de l'impact de la fragmentation du paysage sur les processus évolutifs est ainsi limitée et mérite une attention plus poussée (Baguette et al 2007).

La fragmentation du paysage modifie les coûts et les bénéfices associés aux mouvements (cf 2.1.2). Cette pression de sélection pourrait ainsi agir sur la variabilité des caractéristiques du mouvement présentée en 1.2 et permettre l'évolution des caractéristiques du mouvement dans le sens d'une diminution des coûts.

Encadré 4 : stratégies adaptatives du mouvement développées en réponse à la fragmentation

De nombreuses études montrent que la fragmentation du paysage conduit à des modifications des caractéristiques de mouvements. Cependant, très peu d'études démontrent le caractère héritable de ces modifications phénotypiques adaptatives (mais voir Merckx et al 2003, Jonsen 2000, Janin et al 2012a, Gomez et al 2012, Van dyck et al 1999). Il est ainsi souvent impossible de distinguer le résultat d'un processus évolutif d'un mécanisme de plasticité phénotypique. On peut cependant distinguer deux types de stratégies adaptatives : la stratégie de résistance et la stratégie d'évitement.

La stratégie adaptative d'évitement

Des études comportementales comparatives ont révélé que les individus originaires de paysages fragmentés s'engageaient moins dans la matrice que les individus provenant d'un paysage non fragmenté. Cette modification de l'état interne se traduit par la réalisation de demi-tours lors de la rencontre de bordures d'habitat (e.g. Schtickzelle et al 2003, Schtickzelle et al 2006, Merckx et al 2003), par une diminution d'un comportement permettant la dispersion (i.e. tiptoe behaviour : Bonte et al 2006) ou par un choix de traverser la matrice seulement si la cible est proche (Jonsen 2000).

En parallèle, il a été montré que les capacités de mouvements, notamment les capacités de locomotion diminuaient en paysage fragmenté. C'est le cas chez les criquets géants (*Ornithacris cyanea*) en paysage fragmenté qui présentent des fémurs plus petits que les individus provenant de paysage non fragmenté (Bazelet et al 2014). Il n'existe pas, à ma connaissance, d'étude présentant l'existence d'une diminution des capacités de perception en réponse à la fragmentation du paysage.

La stratégie adaptative de résistance

Etant donné que la fragmentation du paysage augmente la distribution des ressources, on s'attend à observer une augmentation du comportement exploratoire (i.e. mouvements permettant d'examiner des objets et structures inconnus) permettant d'augmenter la probabilité de trouver les ressources. Ce type de modification de l'état interne a été suggéré par une étude réalisée sur le crapaud commun (*Bufo bufo*,

Janin et al 2012a). On s'attend également à observer des comportements permettant de limiter les risques associés aux mouvements en paysage fragmenté. L'exploration préférentielle de micro-habitats favorables permettrait, par exemple, de limiter les risques de déshydratation chez les amphibiens.

Des études comparatives ont révélé que les individus vivant dans un environnement fragmenté présentaient des organes locomoteurs plus grands qu'en paysage non fragmenté (Berwaerts et al 1998, Taylor et al 1995, Van Dyck et al 1999, Gomez et al 2012). L'augmentation de la taille et l'optimisation de la forme des organes locomoteurs (Desrochers et al 2010) permettrait de réaliser des déplacements plus rapides ou sur de plus longues distances (Berwaerts et al 1998).

On a vu précédemment que les individus adoptaient un mode de déplacement rapide et rectiligne lorsqu'ils traversaient la matrice (e.g. Goodwin et al 2002, Johnson et al 2002, Hein et al 2005, Schtickzelle et al 2007, Kuefler et al 2010). Cependant, ce type de trajectoire orientée n'est possible que lorsque les signaux directs émis par la cible sont perçus par l'organisme (Prevedello et al 2010a, Öckinger et al 2012). En effet, lorsque la cible est en dehors du champ de perception, l'organisme adopte une trajectoire très tortueuse jusqu'à la perception d'une cible (Prevedello et al 2010a, Ibarra-Marcias et al 2011). Le champ de perception varie de quelques dizaines (Rothermel et al 2002, Zollner et al 1997, Brouwers et al 2010, Ibarra-Marcias et al 2011) à quelques centaines de mètres (Forero-Medina et al 2009) et est généralement faible par rapport à l'échelle de la fragmentation du paysage. Une augmentation des capacités de perception serait ainsi très avantageuse en paysage fragmenté. Cette augmentation a été mise en évidence chez les papillons (*Pararge aegeria*) : les individus provenant d'un paysage fragmenté sont capables de détecter leur cible à de plus grandes distances (Merckx et al 2006a, Öckinger et al 2012) et adoptent des trajectoires plus rectilignes dans la matrice que les individus originaires de paysages non fragmentés (Merckx et al 2006a).

L'utilisation des signaux directs est peu fiable en paysages fragmentés : la cible est en effet très souvent située en dehors du champ de perception de l'organisme (Rothermel et al 2002, Zollner et al 1997, Ibarra-Marcias et al 2011). Ainsi, l'utilisation de signaux indirects sur de courtes distances serait particulièrement avantageuse en paysage fragmenté (Wyeth 2010). Il a été montré récemment que des organismes migrants sur de

courtes distances en paysage fragmenté utilisaient le champ magnétique terrestre pour s'orienter vers des patches d'habitats distants et inconnus (*Bufo bufo*, Janin 2010).

Les trois composantes phénotypiques du mouvement (i.e. état interne, capacités de navigation et capacités de mouvement, I-B) sont susceptibles d'évoluer en réponse à la fragmentation du paysage (Encadré 4). On peut distinguer deux stratégies adaptatives en fonction du sens d'évolution des caractéristiques du mouvement. La première stratégie correspond à une diminution des mouvements à travers la matrice et peut ainsi être qualifiée de stratégie d'évitement (Encadré 4). La deuxième stratégie, la stratégie de résistance, correspond à une augmentation ou une optimisation des mouvements à travers la matrice (Encadré 4).

Malgré le nombre important d'études sur les modifications du mouvement animal en réponse à la fragmentation, il est extrêmement difficile de prédire le type de stratégie adoptée par une espèce en réponse à la fragmentation. De nombreuses hypothèses ont été formulées dans le cadre de la dispersion quant à l'influence de différents facteurs sur la stratégie adoptée (la taille du grain fonctionnel : Baguette et al 2007, Van Dyck et al 1999 ; nature de la matrice : Merckx et al 2003 ; variation spatiale et temporelle de la qualité, de la taille et de l'occupation des patches d'habitats : Heino et al 2001, Massol et al 2011, Hanski et al 2004, Bonte et al. 2010, Schtickzelle et al. 2006). Cependant, la littérature reste peu abondante lorsqu'il est question de l'évolution des mouvements journaliers (Desrochers et al 2010) et de la migration (Taylor et al 1995, Janin et al 2012a) en réponse à la fragmentation. Ce déséquilibre dans la littérature est embarrassant car la fragmentation affecte potentiellement tous les types de mouvements. On s'attend donc à ce que l'évolution des caractéristiques du mouvement résulte de l'intégration de toutes les pressions de sélections imposées sur tous les types de mouvements.

Je propose ici une représentation intégrative de l'évolution des caractéristiques du mouvement qui regroupe les principales idées avancées dans la littérature (Figure 8). Cette représentation, applicable à tous les types de mouvement, permet de visualiser les différents facteurs influençant la stratégie de mouvement adoptée. Je pars du principe qu'il existe des coûts et des bénéfices inhérents à tous les mouvements réalisés dans la matrice (Cheptou et al 2008, Heino et al 2001) et que la balance coûts-bénéfices va déterminer la direction de la sélection. Si les coûts sont trop importants, on s'attend à

ce que les mouvements dans la matrice soient contre-sélectionnés : stratégie d'évitement (diminution de la propension à s'engager dans la matrice et/ou diminution des capacités de mouvement). Si au contraire les bénéfices sont supérieurs aux coûts, on s'attend à ce que les mouvements à travers la matrice soient optimisés : stratégie de résistance, c'est-à-dire une augmentation des capacités de mouvement et/ou optimisation des mouvements). La littérature, abondante sur ce sujet, suggère que la balance coûts-bénéfices est influencée à la fois par des caractéristiques du paysage (Merckx et al 2003, Baguette et al 2007) et par les capacités de mouvement des organismes (Baguette et al 2007). Je propose de regrouper ces facteurs en quatre grandes catégories détaillées ci-dessous : la nécessité du mouvement, la nature de la matrice, l'isolement des patchs par rapport aux capacités de mouvements de l'organisme considéré, la taille, forme et qualité des patchs, et enfin la variabilité spatio-temporelle de l'environnement (Figure 8).

1. Le mouvement permet de répondre à de nombreuses fonctions dont certaines sont plus essentielles que d'autres pour la survie de l'individu. Alors que la dispersion est souvent facultative pour la survie de l'individu, les mouvements de complémentation d'habitat sont généralement obligatoires pour boucler le cycle de vie (Pope et al 2000). On s'attend ainsi à ce qu'une stratégie de résistance soit sélectionnée lorsqu'un mouvement obligatoire pour la survie de l'individu est affecté par la fragmentation du paysage (Van Dyck et al 1999, Taylor et al 1995, Janin et al 2012a).

2. La nature de la matrice (e.g. prairie, culture) impacte de manière importante les coûts liés aux mouvements en paysage fragmenté. L'hostilité de la matrice va en effet influencer le taux de mortalité associé à sa traversée (Merckx et al 2003, Cheptou et al 2008, Heino et al 2001, Bonte et al 2006). La résistance physique appliquée par la matrice sur les mouvements va quant à elle impacter le temps passé dans la matrice (Cline et al 2014) ainsi que les coûts énergétiques liés aux mouvements.

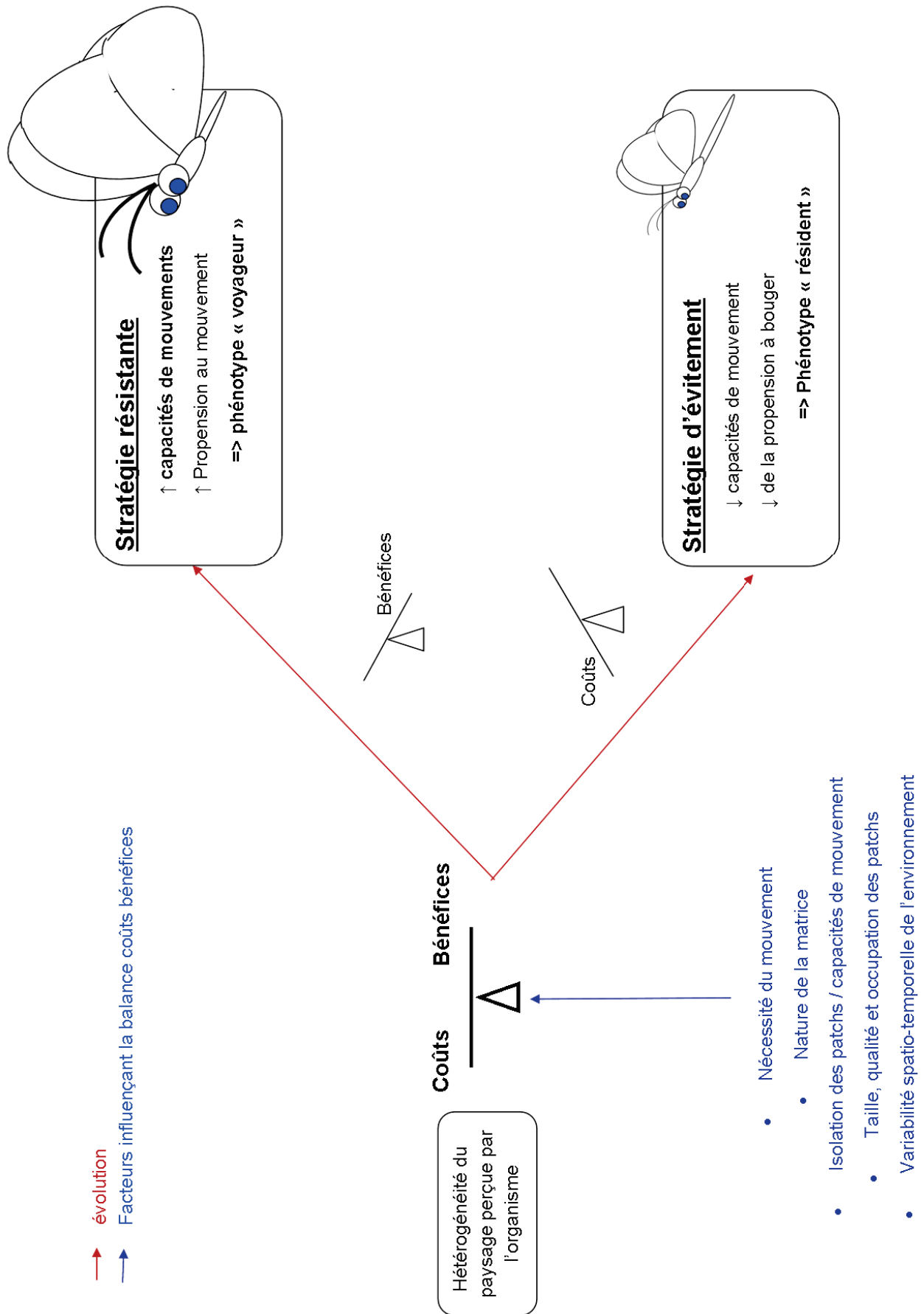


Figure 8 : Représentation intégrative des principales hypothèses formulées sur le sens d'évolution des caractéristiques du mouvement en paysage fragmenté

3. L'isolement des patchs² semble également un facteur déterminant des coûts (Baguette et al 2007). En effet, les risques de mortalité augmentent avec la distance parcourue dans la matrice et donc avec l'isolement des patchs (Matter et al 2004, Schtickzelle et al 2006). Etant donné les grandes différences de perception et de locomotion entre organismes, il est cependant important de considérer l'isolement des patchs conjointement aux capacités de mouvement de l'organisme étudié. L'isolement des patchs peut également affecter la tortuosité de la trajectoire si les capacités de perceptions sont réduites (cf Encadré 4, Prevedello et al 2010a, Ibarra-Marcias et al 2011). L'isolement des patchs est ainsi un facteur à considérer conjointement aux capacités de mouvement de l'organisme.

4. Enfin, la taille, la qualité et l'occupation des patchs vont déterminer les bénéfices associés aux mouvements en paysages fragmentés (Heino et al 2001, Massol et al 2011, Hanski et al 2004). En paysage fragmenté, les populations sont généralement de petites tailles et soumises à la dérive qui fragilise les populations. Les petites populations sont ainsi souvent sujettes à extinction, ce qui laisse de nombreux patchs d'habitat inoccupés (Bergl et al 2007, Coulon et al 2004, Haag et al 2010, Johansson et al 2007, Radespiel et al 2014, Templeton et al 2001, Young et al 1996). La découverte et l'utilisation de patchs inoccupés ou peu peuplés pourraient, dans certains cas, contrebalancer les coûts liés aux mouvements dans la matrice (Comins et al 1980). Plus le patch d'habitat découvert est grand et de bonne qualité, plus les bénéfices associés à son utilisation seront élevés. L'occupation des patchs est également un facteur important, puisque la présence de prédateurs, de compétiteurs et d'individus apparentés vont déterminer les bénéfices associés à l'utilisation de ce patch. Enfin, l'absence d'individus apparentés dans le patch colonisé se révèle particulièrement avantageuse lorsque l'on considère les mouvements de dispersion (i.e. évitement des problèmes de dépression de consanguinité). Bien que ces facteurs aient été mis en évidence dans le contexte de la dispersion (Heino et al 2001, Massol et al 2011, Hanski et al 2004, Comins et al 1980), on s'attend à ce qu'ils soient également des facteurs déterminants du succès de la migration ou des mouvements journaliers.

2. Cette notion est très proche de la notion de taille du grain. En effet, pour une même surface d'habitat, les patchs sont généralement isolés dans un paysage à grains grossiers et proches dans un paysage à grains fins.

Pour illustrer le fonctionnement de cette balance coûts-bénéfices, il est possible de prendre l'exemple des mouvements de complémentation d'habitat chez les amphibiens à larves aquatiques. Les mouvements à travers une matrice agricole sont extrêmement coûteux pour les amphibiens (Janin et al 2012b, Rothermel et al 2002, Rothermel 2004) du fait de leurs faibles capacités locomotrices (Beebee 2005) et de leur grande sensibilité à la déshydratation (Wardziak et al 2014, Rittenhouse et al 2008). Cependant, la complémentation d'habitat est un processus obligatoire pour la survie et la reproduction des individus (Pope et al 2000). Ainsi, dès lors que les deux habitats sont séparés par de la matrice, les bénéfices (i.e. possibilité de reproduction) sont supérieurs aux coûts (i.e. mortalité probable). On s'attend alors à ce qu'une stratégie résistante soit sélectionnée (Janin et al 2012a, Janin 2010).

La variation spatio-temporelle de l'environnement va cependant venir complexifier cette vision simple de la balance coûts-bénéfices. Dans tout environnement, il peut exister une variation spatiale de la taille, de la qualité des patches et de leur occupation (Massol et al 2011, Hanski et al 2004). Cette variation spatio-temporelle va perturber la balance coûts bénéfices puisque dans un même paysage et sur une échelle de temps faible, les mouvements à travers la matrice vont être sélectionnés ou contre-sélectionnés en fonction des situations (Massol et al 2011). Pour schématiser, la stratégie de résistance va avoir tendance à être sélectionnée quand les organismes rencontrent majoritairement de grands patches de bonne qualité et inoccupés. Elle va, à l'inverse, être contre-sélectionnée quand les organismes rencontrent majoritairement des petits patches de mauvaise qualité et déjà occupés.

La représentation intégrative présentée ici permet d'avoir une idée des grands facteurs influant sur la stratégie adoptée en réponse à la fragmentation. Il est cependant important de garder à l'esprit que les populations vivant en paysages fragmentés sont souvent de tailles réduites et soumises à la dérive génétique (Johansson et al 2007, Templeton et al 2001). Ainsi, du fait de la stochasticité démographique, la stratégie optimale peut ne pas être sélectionnée (Travis et al 1998).

Il semble enfin important de noter que la stratégie adaptative d'évitement est viable à l'échelle de l'individu mais se révèle inadaptée lorsque l'on considère l'échelle de la population (Delgado et al 2010, Kokko et al 2006). Le mouvement animal est en effet impliqué dans des processus essentiels à l'individu (e.g. acquisition de ressources) mais

également essentiel à l'échelle des populations (i.e. dispersion, cf 1.1.2). L'existence de cette double échelle peut être à l'origine de contradictions adaptatives (Kokko et al 2006, Delgado 2010). Alors que la dispersion peut être contre-sélectionnée à l'échelle de l'individu (Schtickzelle et al 2003, Schtickzelle et al 2006, Merckx et al 2003), celle-ci demeure essentielle à la viabilité des populations. On s'attend ainsi à ce que la diminution de la dispersion en paysage fragmenté augmente la sensibilité des populations aux catastrophes naturelles, à la stochasticité environnementale et démographique et les entraîne ainsi dans un vortex d'extinction (Delgado 2010).

2.3 La fragmentation du paysage : un terrain favorable pour l'étude des processus évolutifs

Alors que de nombreuses études considèrent la fragmentation du paysage comme une pression de sélection (e.g. Berwaerts et al 1998, Taylor et al 1995, Van Dyck et al 1999, Gomez et al 2012), d'autres attestent de son impact sur les caractéristiques génétiques des populations (e.g. Bergl et al 2007, Coulon et al 2004, Dixo et al 2009, Haag et al 2010, Templeton et al 2001, Perez-Espona et al 2012, Radespiel et al 2014). De manière assez surprenante, relativement peu d'études se penchent sur ces deux aspects à la fois (mais voir Johansson et al 2007, Lopez et al 2009). Un tel contexte pousse en effet à se demander si les caractéristiques génétiques des populations en paysage fragmenté influent sur la manière et la vitesse à laquelle ces adaptations à la fragmentation évoluent. Il est notamment pertinent de s'intéresser à la manière dont un trait sélectionné en réponse à la fragmentation du paysage apparaît et se propage dans un paysage fragmenté. La fragmentation du paysage semble ainsi être un contexte particulièrement intéressant pour étudier l'évolution rapide, l'évolution convergente ou l'isolement par adaptation.

Les paysages fragmentés étant composés de patchs d'habitats plus ou moins isolés les uns des autres, ils sont particulièrement propices à l'étude des processus évolutifs à l'échelle des populations (i.e. microévolution). En effet, lorsque des patchs isolés présentent des conditions environnementales similaires, ils constituent d'excellents répliques naturelles permettant l'étude de l'évolution convergente. Lorsque ces patchs sont géographiquement proches mais présentent des caractéristiques différentes, ils permettent l'étude de la conséquence de la dispersion sur les processus d'adaptation locale. Enfin, la présence

de patches plus ou moins anciens offre une remarquable opportunité de tester l'existence d'évolution rapide.

2.3.1 L'évolution convergente

Des phénotypes similaires permettant de remplir des fonctions semblables peuvent évoluer indépendamment en réponse à une même pression de sélection (i.e. évolution convergente, Arendt et al 2007). Bien que l'origine évolutive soit différente, les phénotypes similaires peuvent posséder des bases génétiques identiques, similaires ou totalement différentes (Arendt et al 2007). L'évolution convergente a été observée entre différentes espèces (e.g. Corcoran et al 2014, Rowe et al 2014, Spaeth et al 2009, Boughman et al 2005) et entre des populations géographiquement distantes de la même espèce (i.e. évolution parallèle, Arendt et al 2007 ; e.g. Hoekstra et al 2006, Ostbye et al 2006, Waple et al 2004, Pascoal et al 2014). Cependant, d'après la littérature, l'évolution convergente concerne des populations phylogénétiquement ou géographiquement distantes.

La fragmentation du paysage tend à générer des petites populations, isolées génétiquement et présentant une diversité génétique réduite (Review in Radespiel et al 2014, Young et al 1996). Ces populations ne partagent pas forcément le même pool de mutations et n'ont donc pas les mêmes capacités de réponse à une même pression de sélection. Des phénotypes similaires pourraient ainsi être sélectionnés dans différentes populations en réponse à une même pression de sélection (Khatri et al 2009). De plus la dérive, en limitant la puissance de la sélection naturelle, est susceptible d'accentuer la sélection de phénotypes similaires. On s'attend également à ce que les flux de gènes réduits entre populations empêchent la propagation rapide du phénotype le plus adaptatif (s'il existe) entre les populations (Ralph et al 2010). D'après les approches théoriques de la littérature, la limitation des flux géniques serait suffisante à l'apparition d'évolution convergente à une échelle locale (Khatri et al 2009, Ralph et al 2010). En affectant les caractéristiques génétiques des populations, la fragmentation du paysage pourrait ainsi favoriser l'évolution convergente à une faible échelle spatiale.

Il n'est cependant pas trivial de détecter l'évolution convergente à une échelle locale dans un environnement naturel. Pour démontrer l'origine évolutive différente de phénotypes similaires à cette échelle spatiale, il est en effet nécessaire de montrer que ces phénotypes possèdent des bases génétiques différentes (Pascoal et al 2014). Etudier

des traits phénotypiques soumis à une régulation polygénique permet de maximiser les chances qu'un même phénotype repose sur des bases génétiques différentes (Friedman et al 2007, Orr et al 2005). En effet, lorsque le déterminisme génétique est complexe, plusieurs combinaisons génétiques sont susceptibles de coder pour des phénotypes similaires (Friedman et al 2007). La détection de bases génétiques différentes peut se faire en séquençant les gènes impliqués dans le phénotype ou en réalisant des croisements inter-populations (Pascoal et al 2014, Ralph et al 2010, Arendt et al 2010). La deuxième approche est cependant plus facile à mettre en œuvre et moins onéreuse lorsque le sujet d'étude est un organisme non-modèle.

2.3.2 L'évolution rapide

Alors que l'évolution était initialement décrite comme un processus lent (Darwin 1859), de nombreux exemples récents montrent que ce processus peut se dérouler sur quelques générations seulement (e.g. Able et al 1998, Bearhop et al 2006, Berthold et al 1992, Cheptou et al 2008, Ellner et al 2011, Hargeby et al 2004, Klerks et al 1989, Losos et al 1997, Stockwell et al 2003, Pascoal et al 2014). La découverte de l'évolution rapide a permis de comprendre comment certaines populations pouvaient faire face aux changements environnementaux brutaux et ainsi éviter l'extinction (Hendry et al 1999, Stockwell et al 2003).

Il semble difficile de savoir si la fragmentation favorise ou limite l'évolution rapide. En effet, en modifiant de manière drastique et abrupte l'environnement (e.g. changement de culture, déforestation), la fragmentation du paysage peut constituer une pression de sélection directionnelle forte qui favorise l'évolution rapide (Stockwell et al 2003, Patten et al 2005, Reznick et al 2001). Cependant, la capacité d'une population à évoluer rapidement est conditionnée par sa taille et sa diversité génétique (Strass et al 2006, Stockwell et al 2003). Ainsi, en générant de petites populations manquant de diversité génétique, la fragmentation du paysage diminuerait la capacité des populations à évoluer rapidement et favoriserait les événements d'extinction (Stockwell et al 2003, Reznick et al 2001). Enfin, en réduisant les flux de gènes entre populations, la fragmentation peut soit favoriser soit contraindre l'évolution rapide (Encadré 5, Stockwell et al 2003). À ma connaissance, deux études montrent l'existence d'évolution rapide en réponse à la fragmentation chez une espèce plante (*Crepis sancta*, Cheptou et al 2008) et de vertébré (*Tympanuchus*

pallidicinctus, Patten et al 2005). La mise en évidence d'autres événements d'évolution rapide en paysages fragmentés permettrait ainsi de mieux comprendre l'influence de la fragmentation sur l'évolution rapide.

2.3.3 L'adaptation locale et l'isolement par adaptation

Les flux de gènes jouent un double rôle dans les processus évolutifs puisqu'ils peuvent favoriser et contraindre l'évolution (Stockwell et al 2003). D'un côté, les flux de gènes entre populations permettent l'apport de nouveaux allèles, limitent la dépression de consanguinité, augmentent la diversité génétique et donc le potentiel adaptatif des populations (Hedrick 1995, Frankham 1995). D'un autre côté, l'apport d'allèles extérieurs homogénéise les caractéristiques génétiques des populations ; il contraint ainsi l'apparition et le maintien des adaptations locales (i.e. adaptations phénotypiques des populations aux conditions environnementales locales, Kawecki et al 2004, Lenormand 2002). En effet, l'introduction d'allèles non adaptatifs dans une population adaptée aux conditions locales peut entraîner le déclin voire l'extinction de la population (Boulding et al 2001, Tufto 2001).

Cependant, des études récentes révèlent que les pressions de sélection divergentes peuvent limiter les flux de gènes entre populations occupant des environnements différents (i.e. isolement par adaptation, Richer-Boix et al 2013, Orsini et al 2013, Garant et al 2007, Sexton et al 2013). D'après des analyses génétiques réalisées *a posteriori*, ce phénomène, appelé isolement par adaptation, serait très courant (Sexton et al 2013). Malgré cela, l'isolement par adaptation reste un processus peu documenté (mais voir Blondel et al 1999, Nosil et al 2008, Richer-Boix et al 2013, Mendez et al 2010, Sacks et al 2008).

L'isolement par adaptation peut résulter de trois grands mécanismes limitant les flux de gènes : 1) Les dispersants présentent une faible fitness inclusive lorsqu'ils s'établissent dans un environnement où leur phénotype est peu adaptatif. La descendance hybride des dispersants tend en effet à être contre-sélectionnée lorsqu'il existe de l'adaptation locale puisqu'elle est peu adaptée aux conditions environnementales de l'environnement colonisé (cf Encadré 1, Kawecki et al 2004, Delmore et al 2014, Rohwer et al 2011, Helbig 1991) ; 2) Les populations occupant des environnements différents possèdent des périodes de reproduction différentes ce qui permet un certain isolement reproducteur pré-zygotique (Richer-Boix et al 2013) ; 3) Le phénotype des dispersants influe sur le lieu

d'établissement : les dispersants s'établissent majoritairement dans des environnements
présentant des caractéristiques similaires à leur environnement d'origine ce qui limite les
flux de gènes entre environnements différents (Edelaar et al 2008, Richter-Boix et al 2013).

L'interaction complexe qui existe entre flux de gènes et adaptation locale est
modifiée en paysage fragmenté. L'existence de patchs d'habitats plus ou moins anciens
aux conditions environnementales variées est en effet favorable à l'existence de pressions
de sélection locales et divergentes (Cristofoli et al 2010, Fischer et al 2007) et donc
à l'apparition d'adaptations locales. De plus, la fragmentation augmente l'isolement
génétique des populations, ce qui, d'après les modélisations, favoriserait l'adaptation
locale dans les grandes populations (Lopez et al 2009). Cependant, cet isolement réduit
considérablement la fitness des petites populations en paysages hétérogènes. L'effet de la
fragmentation sur l'adaptation locale est ainsi dur à prédire et des études empiriques sont
nécessaires pour mieux comprendre ce phénomène.

L'étude d'adaptations locales en paysage fragmenté permet de se placer au centre
de ces interactions entre flux de gènes, fragmentation du paysage et adaptation locale.
Ce cadre d'étude est d'autant plus pertinent lorsque l'on s'intéresse aux caractéristiques
du mouvement. L'adaptation locale des caractéristiques du mouvement pourrait en effet
affecter les mouvements de dispersion (i.e. isolement pré-zygotique) entre populations
adaptées à des environnements différents créant ainsi de l'isolement par adaptation.

Chapitre 3

Objectifs et méthodologie

3.1 Objectifs généraux

Ce travail se focalise sur la micro-évolution des caractéristiques du mouvement en réponse à la fragmentation du paysage. Il se place à l'interface entre l'écologie du paysage, l'écologie comportementale et l'écologie évolutive. L'approche utilisée est majoritairement expérimentale mais comprend également une part de modélisation. Ce travail vise à mieux comprendre l'influence des caractéristiques génétiques des populations (induites par la fragmentation) sur la manière dont les adaptations à la fragmentation évoluent. J'ai ainsi étudié l'existence et la nature des processus évolutifs en étudiant les modifications de l'état interne (i.e. comportement exploratoire) et des capacités de navigation (i.e. orientation vectorielle) ainsi que leurs déterminismes. J'ai étudié l'orientation vectorielle du crapaud commun qui constitue un cadre pertinent pour l'étude de l'évolution des caractéristiques du mouvement en réponse à la fragmentation ([Partie II](#)). Je me suis notamment intéressée à l'existence d'évolution rapide et d'isolement par adaptation induite par l'orientation vectorielle. J'ai également examiné l'évolution convergente du comportement exploratoire du crapaud commun en paysage fragmenté dans le cadre de mouvements journaliers ([Partie III](#)).

3.2 Modèle d'étude

3.2.1 Les amphibiens

Les amphibiens sont des organismes particulièrement adaptés à l'étude de l'évolution des caractéristiques du mouvement en réponse à la fragmentation pour de nombreuses raisons. Tout d'abord, les amphibiens sont généralement organisés en métapopulations, i.e. des ensemble de petites populations connectées entre elles par des flux de gènes occasionnels. Les populations étant soumises à de nombreux évènements d'extinction / colonisation, la persistance d'animaux sur le long terme existe ainsi seulement à l'échelle de la métapopulation (Smith 2005, Skelly et al 1999). Les mouvements de dispersion jouent donc un rôle crucial dans la persistance des différentes espèces d'amphibiens (Semlistch et al 2003).

De plus, la fragmentation du paysage est susceptible d'affecter les mouvements migratoires essentiels à la survie et la reproduction des individus. Le fait que la présence d'amphibiens soit mieux expliquée par les caractéristiques du milieu terrestre que par celles des points d'eau témoigne du fait que le milieu terrestre est très contraignant pour les amphibiens (Hartel et al 2007, Scribner et al 2001, Porej et al 2004). Cette contrainte est liée aux faibles capacités des amphibiens à se déplacer en milieu terrestre : ils ont une mobilité réduite (Beebee 2005), des capacités de perception relativement limitées (Mazerolle et al 2005, Rothermel 2004) et une grande sensibilité à la déshydratation (Wardziak et al 2014, Rittenhouse et al 2008). Ces faibles capacités de mouvement combinées à la nécessité de migrer font que les amphibiens sont particulièrement menacés par la fragmentation du paysage (Hamer et al 2008, Becker et al 2007, Cushman 2006). Ceux-ci sont notamment très affectés par la présence de terres arables car leur traversée s'associe à de forts risques de mortalité (Rothermel et al 2002, Rothermel 2006, Rittenhouse et al 2008, Mazerolle et al 2005, Janin et al 2009, Janin et al 2011, Janin et al 2012b). J'ai ainsi centré mon étude sur l'activité agricole comme source principale de fragmentation.

3.2.2 Le crapaud commun (*Bufo bufo*)

Parmi les amphibiens à larve aquatique, le crapaud commun (Figure 9) a été choisi comme modèle d'étude en raison des connaissances sur cette espèce et de facilités

pratiques. Le crapaud commun est une espèce assez généraliste, très commune en Europe, qui se reproduit dans une grande diversité de points d'eau (Loman et al 2006). L'étude de cette espèce pose ainsi peu de problèmes de conservation et la probabilité de trouver une population dans les sites sélectionnés *in silico* est relativement élevée.

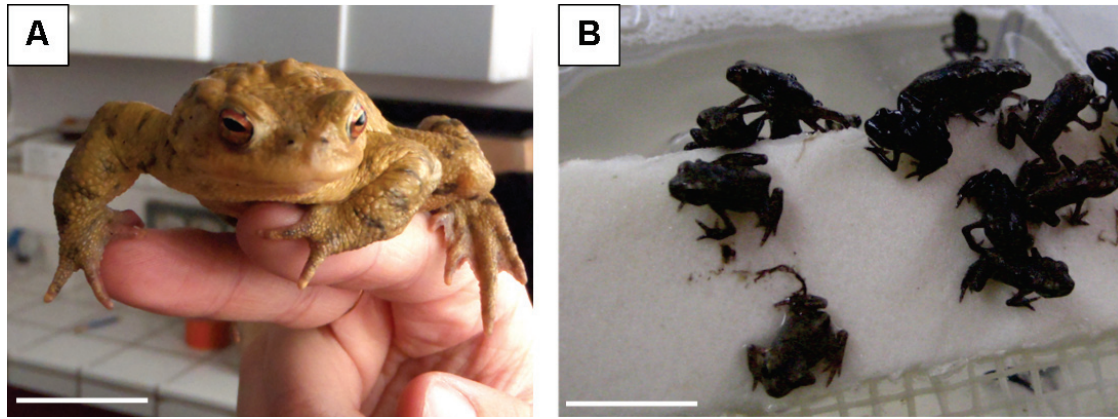


FIGURE 9 – Photographies de *Bufo bufo*.

A) Mâle adulte, barre d'échelle 3 cm ; B) Juvéniles quelques jours après la métamorphose, barre d'échelle 2 cm

Les connaissances scientifiques sur cette espèce sont nombreuses, notamment sur l'influence de la fragmentation sur l'occurrence de l'espèce (Hartel et al 2007, Janin et al 2009, Janin et al 2012b), la génétique des populations (Hitching et al 1998, Scribner et al 2001), l'état physiologique des individus (Hartel et al 2007, Janin et al 2011, Janin et al 2009) et les capacités de mouvement (Janin et al 2012a, Janin 2010). Il existe également des connaissances plus générales sur les capacités d'orientation de l'espèce (Landler et al 2011, Sinsch et al 1987, Sinsch 1988).

Le crapaud commun est parfaitement adapté à une approche expérimentale puisqu'il est facile à capturer et à maintenir en captivité. Comme de nombreux amphibiens, la fécondation est externe et produit un grand nombre de descendants. Il est ainsi possible de manipuler la fécondation, de réaliser des croisements entre populations, et de tester différentes hypothèses en comparant les fratries obtenues. Enfin, les têtards et les adultes sont faciles de maintenir en élevage.

Chez le crapaud commun, les juvéniles quittent le site de reproduction pour la première fois peu après la métamorphose (i.e. primo-migrant) et effectuent une migration vers leur habitat forestier. On estime que moins de 5 % des juvéniles survivent à cette migration ; cette étape est donc particulièrement critique (Gittins et al 1983, Reading et al

1991). Ce faible taux de survie peut être expliqué par les faibles capacités de mouvements des amphibiens cités plus haut mais également par le fait que les primo-migrants sont naïfs par rapport à leur environnement. En raison des éléments évoqués plus haut, on s'attend à ce que la fragmentation du paysage augmente les contraintes s'appliquant sur cette première phase de mouvement et la rende encore plus périlleuse. En réalisant ce travail sur ce stade de développement, j'ai ainsi étudié le premier mouvement migratoire, période critique pour la survie de l'individu en paysage fragmenté.

3.3 Méthodologie

3.3.1 Sélection des sites d'étude

En raison de la grande fidélité des crapauds communs pour leur site de reproduction, une population est communément définie comme l'ensemble des individus se réunissant autour d'un même site de reproduction (Reading et al 1991). Les sites étudiés au cours de ce travail ont été sélectionnés en fonction de leur configuration paysagère locale et de leur date de création grâce au site du géoportail (<http://www.geoportail.gouv.fr>) et à google earth (<http://www.google.com/earth/>). J'ai ainsi identifié et répertorié plus de 600 sites de la région Rhône Alpes en fonction de leur configuration paysagère et de leur ancienneté. Différentes configurations paysagères ont été sélectionnées en fonction des questions abordées. Dans l'article 1 présenté ci-dessous ([Partie II](#)), les sites choisis présentent un couloir de migration réduit, c'est-à-dire qu'ils sont localisés en bordure d'un patch d'habitat mais sont principalement entourés par de la matrice agricole. Dans l'article 2 présenté ci-dessous ([Partie III](#)), les sites ont été sélectionnés en fonction de leur statut de fragmentation (i.e. taille et nombre de patches d'habitats avoisinants).

3.3.2 Croisements inter-populations et élevage en conditions standardisées

Nous avons vu précédemment que trop peu d'études s'intéressaient au caractère héritable des modifications phénotypiques induites par la fragmentation (Encadré 4). L'élevage en conditions standardisées¹ ([Figure 10](#)) est une approche particulièrement pertinente puisqu'elle permet d'estomper les variations interindividuelles induites par l'environnement (e.g. disponibilité des ressources). L'élevage en conditions standardisées

1. jardin commun ou common garden en anglais



FIGURE 10 – Elevage des têtards en conditions contrôlées

847 permet ainsi de mettre en évidence des variations transmises à la descendance par un effet
848 maternel ou des bases génétiques.

849 L'utilisation de croisements intra et inter-populations permet de tester l'existence de
850 bases génétiques d'un trait phénotypique (Van Oers et al 2005 ; e.g. Berthold et al 1992) et
851 de tester si ces bases génétiques sont identiques ou différentes entre populations (Arendt
852 et al 2007, Pascoal et al 2014). Ce type d'approche, encore peu utilisé en écologie, est un
853 moyen simple et peu coûteux d'étudier les bases génétiques d'un trait. Des croisements
854 entre populations présentant des orientations vectorielles différentes ont ainsi été réalisés
855 pour étudier le déterminisme de l'orientation vectorielle ([Partie II](#)). Des croisements entre
856 populations plus ou moins distantes en paysages fragmentés ont également été effectués
857 afin de tester si le phénotype exploratoire présentait les mêmes bases génétiques dans ces
858 populations ([Partie III](#)).

859 3.3.3 Approche expérimentale

860 Des expériences ont été réalisées en laboratoire, en conditions standardisées,
861 sur les juvéniles dans les jours suivant la métamorphose ([Figure 9](#)). Pour l'article 1
862 ([Partie II](#)), l'expérience permettait de mesurer l'orientation préférentielle des juvéniles
863 après la sortie de l'eau grâce à une arène expérimentale présentant des pièges en
864 périphérie ([Figure 11](#)). Pour l'article 2 ([Partie III](#)), l'expérience permettait de mesurer

le comportement exploratoire des juvéniles dans un dispositif expérimental composé de plusieurs secteurs (Figure 11).

Tous les animaux ont été relâchés dans leur site d'origine après l'expérimentation. Les juvéniles issus de croisements inter-populations ont été relâchés au niveau de la plateforme *extra muros* du laboratoire afin de ne pas modifier les caractéristiques génétiques des populations d'origine.

3.3.4 Objectifs initiaux et aménagements

Ma thèse était initialement composée de trois objectifs principaux portant tous sur l'étude de l'orientation vectorielle chez le crapaud commun : (i) test de l'évolution rapide de l'orientation vectorielle (ii) étude du déterminisme génétique, (iii) étude de l'isolement par adaptation.

Le premier objectif consistait à déterminer la vitesse d'évolution de l'orientation vectorielle. À cette fin, j'ai repéré, échantillonné, élevé et testé la descendance de 13 populations plus ou moins anciennes (i.e. >30 générations, 10-13 générations, 5-8 générations, <5 générations).

Le deuxième objectif visait à investiguer le déterminisme génétique de l'orientation vectorielle en réalisant des croisements inter-populations. De tels croisements avaient été réalisés par Agnès Janin pour les mêmes raisons (Janin 2010). Cependant, bien que certaines tendances fussent visibles, aucun résultat significatif n'est apparu. Trois croisements laissaient notamment supposer que certains des adultes capturés ne possédaient pas la direction correspondant au site de capture (e.g. Sud*Est). Afin de contrôler cet effet qui limite considérablement l'interprétation des résultats, j'ai mis en place un système de croisements réciproques (Figure 12). J'ai ainsi croisé chaque individu avec un individu de sa population d'origine (ce qui permet de contrôler qu'il est bien porteur de la bonne orientation vectorielle) et avec un individu d'une autre population (ce qui permet d'étudier les bases génétiques de l'orientation vectorielle). Ces croisements ont été réalisés sur 4 populations anciennes déjà connues pour leur orientation vectorielle au cours de ma première année.

Le dernier objectif avait pour but d'examiner l'influence de l'orientation vectorielle sur la dispersion. En effet, alors que l'orientation vectorielle est sélectionnée en réponse à une configuration paysagère locale, des sites proches peuvent présenter des couloirs

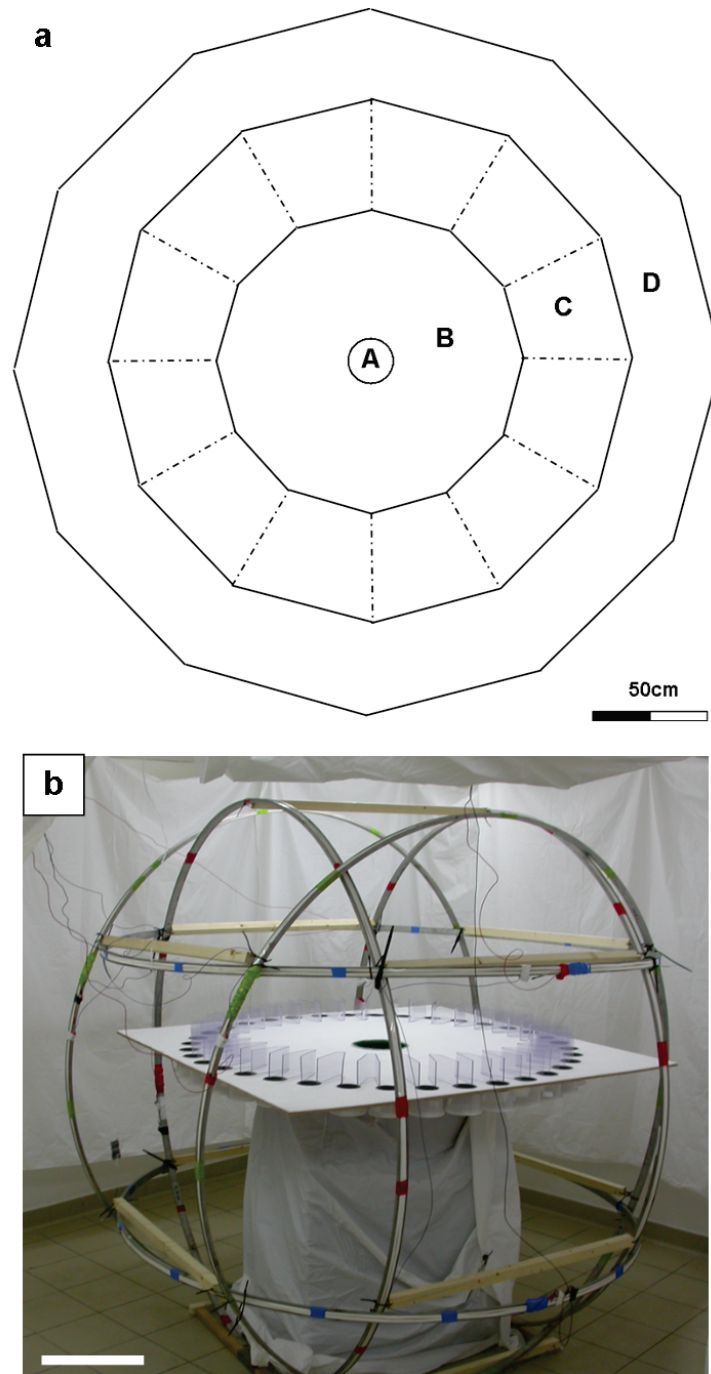


FIGURE 11 – Dispositifs utilisés pour les tests réalisés en laboratoire sur des juvéniles.
 a) Schéma de l'arène utilisée pour tester le comportement exploratoire des juvéniles : A) zone de lâcher, B) centre, C) patches humidifiés, D) anneau externe. b) Dispositif permettant de tester la base magnétique de l'orientation vectorielle, les anneaux métalliques permettent d'inverser le champ magnétique autour de l'arène expérimentale. Un point d'eau artificiel est placé au centre de l'arène expérimentale. Les juvéniles sont lâchés dans ce point d'eau et avancent vers la périphérie de l'arène jusqu'à tomber dans un des pièges périphériques.

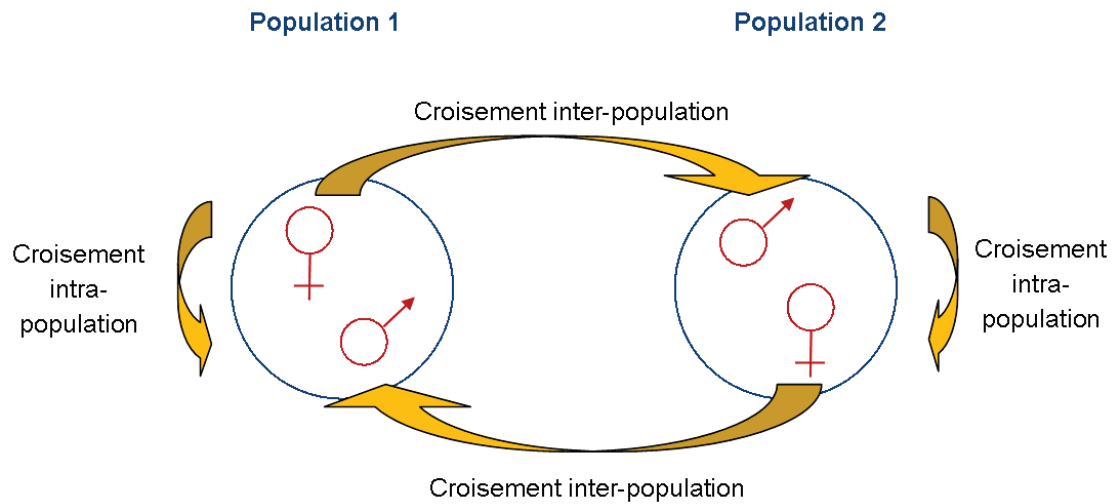


FIGURE 12 – Croisements réciproques permettant l'étude des bases génétiques de l'orientation vectorielle. Chaque individu est croisé avec un individu de sa population d'origine. Ce croisement permet de vérifier que le couple exprime bien une orientation en accord avec la configuration paysagère du site d'origine. Chaque individu est également croisé avec un individu provenant d'une autre population (présentant éventuellement une orientation vectorielle différente). Ce croisement permet d'étudier la transmission de la direction de l'orientation vectorielle ainsi que l'existence d'effets maternels.

de migration différents et ainsi nécessiter des orientations vectorielles différentes (e.g. sites situés de part et d'autre d'un massif forestier, Figure 13). L'adaptation des populations aux caractéristiques paysagères locales pourrait ainsi induire de l'isolement par adaptation : diminution des flux géniques entre populations exprimant des orientations vectorielles différentes (cf 2.3.3, Richer-Boix et al 2013, Orsini et al 2013, Garant et al 2007, Sexton et al 2013). Ce cadre est particulièrement pertinent pour étudier l'isolement par adaptation car le trait phénotypique potentiellement responsable de l'isolement par adaptation (i.e. l'orientation vectorielle) est mesurable expérimentalement et peut être facilement relié à une configuration paysagère. L'étude de l'isolement par adaptation devait se dérouler en deux étapes : (i) étude de l'existence d'orientation vectorielle dans des populations proches situées de part et d'autre d'un massif forestier (Figure 13), (ii) étude génétique sur les mêmes populations.

Ces études nécessitant de tester beaucoup d'individus sur une courte période, j'ai construit 16 plateformes expérimentales similaires à celles utilisées pour les tests d'orientation sur juvéniles en 2012 (Partie II). Ces plateformes étaient organisées en étagères afin de pouvoir réaliser les expérimentations dans les mêmes conditions, dans la même pièce (Figure 14).

Une approche méthodologique unique permettait de traiter les trois objectifs de ma thèse cités ci-dessus. Celle-ci était composée des étapes suivantes : 1) repérage *in*

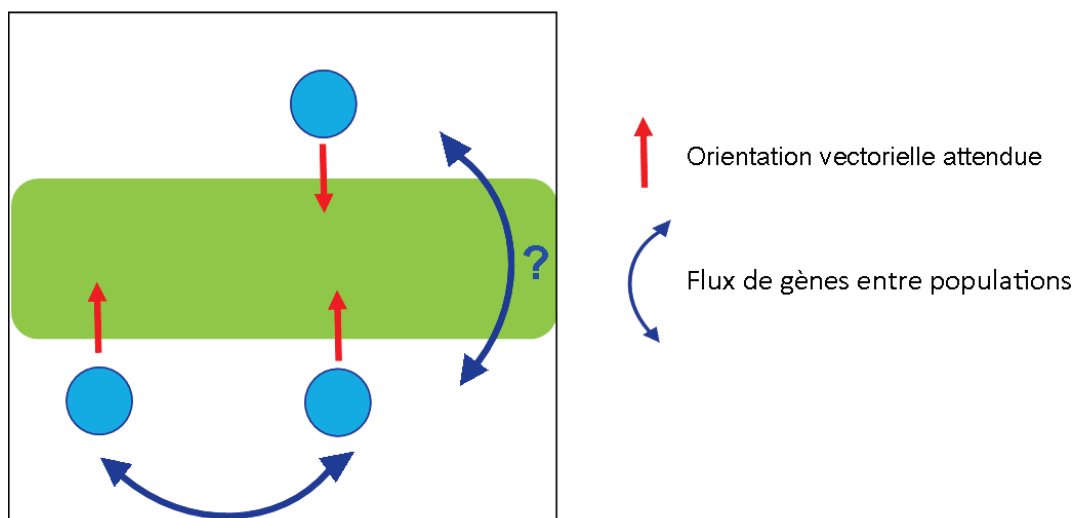


FIGURE 13 – Configuration paysagère propice à l’apparition d’isolement par adaptation induite par l’orientation vectorielle chez le crapaud commun.

On s’attend à ce que les sites au Sud du massif forestier présentent la même orientation vectorielle Nord et échangent des gènes. Cependant, d’après sa configuration paysagère, le site au Nord du massif devrait présenter une orientation vectorielle Sud. On peut alors se demander s’il présente en effet cette orientation vectorielle et si il existe des échanges de gènes entre les populations au situés de part et d’autre du massif.

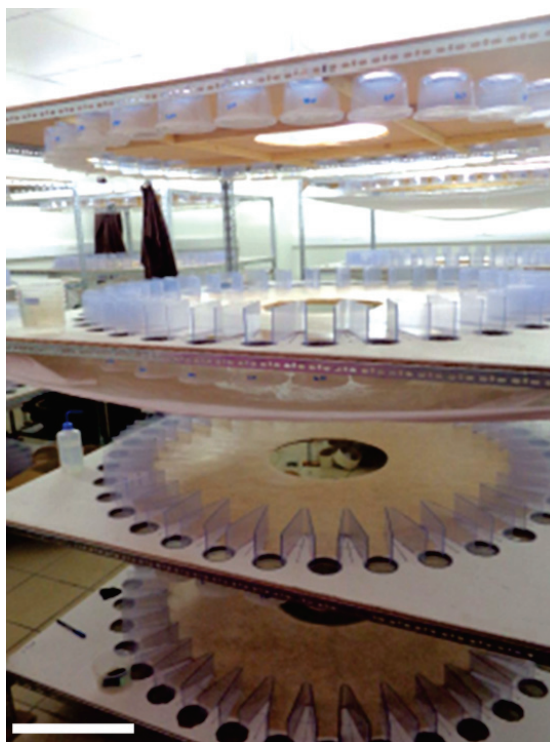


FIGURE 14 – Etagère de plateformes expérimentales utilisées pour tester l’orientation vectorielle lors de la première année de ma thèse.
barre d’échelle 50cm.

silico des sites de reproduction en fonction de leur ancienneté et de leur configuration paysagères, 2) capture d'adultes sur le terrain pendant la période de reproduction, 3) accouplements et réalisation de croisements inter-population en laboratoire, 4) élevage des têtards en conditions standardisées, 5) estimation de l'orientation vectorielle grâce à un test d'orientation réalisé en laboratoire sur les juvéniles. J'ai réalisé cette approche lors de la première année de ma thèse afin de mettre en évidence l'évolution rapide et d'étudier le déterminisme génétique de l'orientation vectorielle. Cependant, les tests d'orientation nécessitent des conditions expérimentales très rigoureuses (Adler et al 1981, Engels et al 2014). En effet, les températures élevées ou le stress peuvent conduire à une inversion de l'orientation prise par rapport à l'orientation attendue (Adler et al 1981). Etant donné la variance importante associée à toute étude sur l'orientation (Adler et al 1981), l'inversion de l'orientation de quelques individus donne rapidement une distribution uniforme. Les conditions dans l'animalerie dans laquelle j'ai travaillé n'ont pas permis une stabulation dans des conditions satisfaisantes ([Appendice A](#)) et celles-ci n'ont pas permis le déroulement correct des tests d'orientation sur les juvéniles (températures trop élevées, bruits). Les directions prises par les juvéniles étaient en effet soit orientées par rapport à un stimulus auditif stressant, soit aléatoires. De nombreuses adaptations ont été réalisées afin de limiter les facteurs de stress des juvéniles et d'améliorer le dispositif expérimental. Cependant, à la suite d'une augmentation brutale des températures dans l'animalerie, les juvéniles ne sortaient plus du dispositif de lâcher, rendant toute amélioration impossible.

Après avoir tenté, sans succès, de réaliser les tests d'orientation à l'aide de dispositifs semblables aux dispositifs utilisés en 2007, puis de réaliser des tests d'orientation sur les têtards (qui semblent moins sensibles aux conditions citées plus haut), j'ai cherché des moyens de répondre aux objectifs posés sans avoir recours aux tests d'orientation. Une partie de mon travail a ainsi porté sur l'analyse de jeux de données d'expériences réalisées avant ma thèse sur le comportement exploratoire et la base géomagnétique de l'orientation vectorielle. J'ai ainsi repris mon travail de Master 2 sur l'évolution du comportement exploratoire en réponse à la fragmentation. J'ai également analysé les résultats d'Agnès Janin sur l'orientation vectorielle (Janin 2010). Ces analyses *a posteriori* ont révélé que les sites ayant permis de mettre en évidence l'orientation vectorielle possédaient des âges différents, ce qui m'a permis d'aborder la thématique de l'évolution rapide ([Partie II](#)). L'utilisation d'une méthode statistique plus puissante m'a également permis de valoriser

les expériences de croisements inter-population réalisées par A. Janin ([Partie II](#)). J’ai de plus complété ce travail sur l’orientation vectorielle par une approche de modélisation qui utilise comme paramétrage des données acquises par A. Janin et des données provenant de la littérature. Afin d’étudier la thématique de l’isolement par adaptation, j’ai enfin choisi de réaliser l’approche génétique. J’ai ainsi réalisé un échantillonnage génétique complet (c.a. vingtaine de sites par massif et 30 individus par site) sur 8 massifs présentant une configuration similaire à la [Figure 13](#) et analysé les données provenant de 3 massifs. Malgré l’utilisation avec succès des marqueurs microsatellites dans la même région lors d’une étude préalable (Luquet et al 2015), le taux d’échec de séquençage s’est révélé important pour trois marqueurs. Cette amputation considérable du jeu de données m’empêche de présenter ici des résultats de l’approche génétique. Le développement de nouveaux marqueurs est ainsi essentiel pour exploiter les données collectées et ainsi traiter la troisième thématique.

3.4 Organisation du manuscrit

La suite de ce manuscrit est organisée en deux parties, chacune correspondant à un article. L’article 1 (en révision dans PNAS) traite de l’évolution des capacités d’orientation en réponse à la fragmentation du paysage et vise à examiner la vitesse d’évolution de ces adaptations ainsi que l’influence de ces adaptations sur d’autres types de mouvements ([Partie II](#)). L’article 2 (soumis dans EVOLUTION) traite de l’évolution du comportement exploratoire en réponse à la fragmentation du paysage et vise à détecter l’évolution convergente en paysage fragmenté ([Partie III](#)).

Deuxième partie

Étude de l'orientation vectorielle sélectionnée en paysage fragmenté

Avant-propos

Une étude récente a mis en évidence l'existence d'orientation vectorielle chez le crapaud commun permettant de faire face à la fragmentation du paysage (Janin 2010²). Cette étude s'est intéressée à des sites de reproduction majoritairement entourés de parcelles agricoles où seule une des rives permettait l'accès à l'habitat forestier (i.e. couloir de migration réduit). Cette configuration paysagère permet de prédire la direction de migration offrant aux juvéniles les plus grandes chances d'atteindre le patch d'habitat le plus proche. Des pontes ont été prélevées dans ces sites et élevées en conditions standardisées. Les tests d'orientation réalisés en laboratoire ont ensuite révélé que les juvéniles s'orientaient de manière innée dans la direction du patch d'habitat le plus proche de leur site d'origine.

L'orientation vectorielle est un trait susceptible d'évoluer rapidement. La direction de migration est en effet soumise à une pression de sélection directionnelle puisqu'elle dépend de la configuration du paysage. De plus, les chances de survie d'un juvénile amphibien dans une matrice agricole étant très faibles (Rothermel et al 2002, Rothermel 2004), la pression de sélection sur la direction de migration est potentiellement très forte. Enfin, une étude montre que l'orientation vectorielle est susceptible d'évoluer relativement rapidement (c.a. 30 ans, Berthold et al 1992). L'orientation de juvéniles issus de sites plus ou moins anciens a ainsi été mesurée ce qui permet d'estimer la rapidité à laquelle l'orientation vectorielle pouvait apparaître. Le déterminisme d'un trait peut influencer la rapidité avec laquelle il évolue (Carroll et al 2007, Rasanen et al 2007). La plasticité phénotypique peut par exemple favoriser ou limiter l'évolution rapide en permettant la survie des individus dans un environnement aux conditions particulièrement contraignantes (Carroll et al 2007). Le déterminisme génétique de l'orientation vectorielle a ainsi été étudié en réalisant des croisements entre populations présentant des orientations vectorielles différentes.

Il semble difficile d'expliquer l'évolution extrêmement rapide de l'orientation vectorielle sans invoquer l'existence d'un couplage entre migration et dispersion. Nous proposons que l'orientation vectorielle, adaptative pendant la migration, influencerait également la dispersion des organismes et ainsi leur lieu d'établissement. Les individus

2. Ces résultats, n'ayant pas été publiés avant ma thèse, ont été intégrés dans le papier présenté dans cette partie. Les résultats sur l'influence de l'exposition aux pesticides sur l'orientation vectorielle sont également dans ce cas.

998 s'établiraient préférentiellement dans des sites correspondant à leur orientation vectorielle.
999 L'apparition particulièrement rapide de l'orientation vectorielle après un évènement de
1000 colonisation serait ainsi la conséquence d'un tri des colons par la configuration paysagère.
1001 Dans cet article, nous avons testé la nécessité de cette hypothèse pour expliquer l'évolution
1002 rapide de l'orientation vectorielle. Pour cela, des simulations ont été réalisées in silico dans
1003 le but d'estimer la probabilité d'observer l'évolution rapide de l'orientation vectorielle
1004 sous deux scénarii : (i) l'orientation vectorielle exprimée pendant la phase migratoire
1005 n'influence pas la dispersion (les colons présentent des orientations vectorielles variées et
1006 apportent des allèles non adaptés à la configuration locale), (ii) l'orientation vectorielle
1007 affecte la dispersion de telle manière que les dispersants s'établissent dans des populations
1008 correspondant à leur orientation vectorielle .

The rapid evolution of toads' magnetic vector orientation in fragmented landscapes

Authors

Alice Merle^{1 a}, Agnès Janin^{1 a}, Pierre Joly^a, Jean-Paul Lena^{2 a}

Affiliations

^a UMR 5023 Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, Bât. Darwin C, 3 rue Raphaël Dubois, Université Claude Bernard Lyon1, F-69622 VILLEURBANNE Cedex FRANCE.

¹ These authors contributed equally to this work

² Corresponding author. Tel: +33 4 72 43 16 51. E-mail: jean-paul.lena@univ-lyon1.fr.

Abstract

Orientation appears problematic in fragmented landscape as the cues produced by target habitats are often not detected by animals. Long distance migratory species are able to head towards distant and unknown targets using a magnetic compass in conjunction with inherited directional information. This process, called vector orientation, could be adaptive for short distance migratory species in fragmented landscapes.

In the present paper, we used common garden experiments to demonstrate that unexperienced toads use vector orientation to orient toward close forest patches in fragmented landscapes. Experiments realised in artificial magnetic conditions suggest that the magnetic field is used by toads for vector orientation. Cross-breeding experiments reveal that juvenile's directional information is inherited from both parents. Herbicide exposure during development however disrupts the existence of vector orientation at the population scale and could hence impact vector orientation in the wild. At last, we reveal that vector orientation can evolve more rapidly (less than two generations) than most rapid evolutionary events; which could enable toads to face rapid environmental changes. Such rapid evolution could be the consequence of non-random dispersal; which challenges the traditional vision of dispersal as an evolutionary force which hampers local

1038 adaptation. These results represent an important breakthrough in understanding animal
1039 navigation and magnetic orientation as well as migration over short distances.

1040

1041 **Keywords**

1042 animal movement; orientation capacity; local adaptation; magnetic compass; amphibian

1043

Main Text

In some long distance migratory species, unexperienced juveniles are able to travel alone toward unknown locations situated hundreds or thousands kilometres away from their natal ground. To orient toward their target, some species seem to use the magnetic field positional or 'map' information: the variations of the magnetic field with longitude and latitude (Putman et al 2014, Putman et al 2011). They are able to perceive their magnetic location and hence adjust their orientation when they are displaced (Putman et al 2014, Putman et al 2011). Other species however use the magnetic field directional or 'compass' information to set and maintain a course determined by an inherited directional information. This is the case for juvenile passerine birds (Lohman et al 2001), white-crowned sparrows (Thorup et al 2010), monarch and large white butterflies (Mouritsen et al 2013, Spieth et al 1996). Such process, hereafter called vector orientation, can be distinguished from the use of a magnetic map as unexperienced individuals do not adjust their orientation after a displacement (Thorup et al 2007).

In numerous short distance migratory species, larvae and adult occupy different habitats. As a consequence, first-time migrants (i.e. unexperienced juveniles) migrate over short distances in unknown landscape to complete their life cycle. It is usually suggested that short distance migratory species orient themselves using habitat cues (i.e. cues produced by the habitat) rather than using the magnetic field or celestial cues (Grant et al 1968). Human activities however induce disconnections between habitats and make short distance migratory movements more perilous (Becker et al 2007). As habitat cues are sometimes not perceived even over short distances (Rothermel et al 2004, Patrick et al 2007), orientation appears problematic in fragmented landscape, especially for unexperienced juveniles. Given that many short distance migratory species perceive the magnetic field (Freake et al 2005), unexperienced juveniles may use vector orientation to travel over short distances. Vector orientation could indeed enable unexperienced juveniles to travel toward close but unknown and undetected habitats, which would be particularly adaptive in fragmented landscape. Unexperienced migrants would therefore express a vector orientation in accordance with the local landscape configuration.

In the present study, we examined whether vector orientation exists in common toad (*Bufo bufo*) populations facing a severely narrowed migration route; i.e. scarce forest habitat patches are located on one side of a breeding ground (i.e. a pond) mostly

surrounded by unsuitable habitat. In this type of configuration, only a small number of migration routes enable unexperienced juveniles to reach the target habitat (i.e. the forest). More precisely, we investigated how fast vector orientation can evolve; i.e. the time required for selecting individuals expressing a vector orientation consistent with the local landscape configuration. Four ponds characterised by a narrowed migration route roughly aligned with each cardinal point were selected in South-eastern France (Figure 15). The landscape surrounding the ponds has remained untouched for more than 200 years, but ponds have been reported to exist for 200 years, 150 years, less than 37 years and less than 7 years for the East, West, North and South populations, respectively. The pond creation dates enabled us to estimate the maximal age of each population. To test vector orientation, four adult pairs were caught in each population, mated in the laboratory (intra-population matings) and tadpoles were reared until metamorphosis in common garden. First-time migrants' orientation was tested at metamorphosis (Gosner stage 44: four legs, less than 1mm of tail left, (Gosner 1960) using indoor experimental setups in total darkness and in ambient magnetic field. Experimental setups were composed of an artificial pool placed at the centre of a 3m-circular arena surrounded by eight pitfall traps.

We revealed vector orientation in all four populations: the courses followed by first-time migrants during indoor experiments were consistent with the location of their targeted habitat in relation to their pond of origin (Figure 16, Figure 21, Table 5). Juveniles did not compensate the displacement from their natal site to the laboratory: the courses were inconsistent with the location of the targeted habitat in relation to the site of experimentation. We revealed vector orientation at the population scale as juveniles from the same population expressed similar vector orientation (Figure 16, Table 6, Figure 21). At last, we revealed the existence of vector orientation in populations with different maximal ages. Vector orientation was first suggested for short distance migratory species by Miaud et al (Miaud et al 2004) to explain the opposite directions taken by froglets originating from two opposite sides of a pond split by a landscape barrier. It was also invoked to explain the inconsistent orientation of woodfrog first-time migrants observed after a displacement experiment (Patrick et al 2007). However, the present study is the first demonstration of vector orientation as an adaptive response to the local landscape configuration in a short distance migratory species. We propose that all toads, living in continuous or fragmented landscape, possess a vector orientation (i.e. express a directional

preference during its first migration). It indeed seems to be the simplest hypothesis to explain the existence of vector orientation, homogenous within the population, consistent with the local landscape configuration, observed in four different populations with different ages. Even though each individual migrate in a preferential direction, all individuals in a population are not expected to migrate in the same direction when the landscape around the pond is homogenous. It would rather be adaptive, in terms of ressource exploitation, that toads migrate in all possible directions in homogeneous landscape. The landscape around the pond can however be heterogeneous and present, for example, a narrowed migration route (Figure 15). As survival prospects are extremely reduced in crops (Rothermel et al 2002, Rothermel et al 2006), the local landscape configuration would sort individuals according their directional information (i.e. the orientation taken during the first migration). This selective sorting would enable the evolution of vector orientation at the poppulation scale and consistent with the local landscape configuration.

We then investigated the sensory basis involved in toads' vector orientation by testing the use of the magnetic field. For this purpose, we used Helmholtz-coils to shift the magnetic north by 180° and we tested juveniles (20 clutches originating from the South population) in normal and inverted magnetic conditions. Our results support that first-time migrants use the magnetic field for vector orientation: artificial magnetic conditions significantly rotated juveniles' preferential direction by 180° (Figure 17, Table 13). The total intensity and the magnetic inclination were homogeneous and mostly unaltered in the area where the orientation process occurs (Table 1, Table 2, Table 3). It therefore seems that juveniles responded to the inversion of the horizontal component of the magnetic field rather than small changes in the inclination and the total intensity. Helmholtz-coils can produce non-magnetic effects such as heat, vibrations and small electric fields (Kirschvink 1992). It seems unlikely that non-magnetic effects induced a 180° rotation in juveniles orientation; the use of a double wrapped coil system is however necessary to completely demonstrate the use of the magnetic field for vector orientation (Kirschvink 1992).

We revealed vector orientation in recently created ponds: the North and the South populations were 37 and 7 years old, respectively. Studied populations were colonised by toads from the surrounding ponds. The closest ponds of studied populations present migration routes drastically different from the migration route of the studied populations.

For example, for the South population, the closest ponds present North, West and North-West migration routes and are located 1km away from the South population. The closest pond which could host toads with the South directional information is surrounded by forest and is located 3 km away from the South population. Given the landscape configuration of the surrounding ponds, potential settlers therefore had all kinds of directional information. The existence of vector orientation at the population level therefore implies that the local landscape configuration acted as a selective filter and sorted toads according to their directional information. Our results therefore reveal that vector orientation has evolved extremely rapidly (i.e. less than 7 years) after the pond creation. Vector orientation has hence arisen much faster than previously reported by Berthold et al (Berthold et al 1992) in birds (ca. ten generations following the population range expansion), and faster than most rapid evolution events described in the literature (Hendry 1999). The rapid evolution of vector orientation could enable toads to rapidly adapt to small or drastic changes in the local landscape configuration, to the creation of new ponds or to important geomagnetic changes (Putman 2015, Courtillot et al 1997). The evolutionary pace of phenotypic traits greatly depends on the strength of the selective pressure and the mode of inheritance (Carroll et al 2007, Reznick et al 2001). Until now, vector orientation inheritance has been investigated only twice: cross-breeding protocols were used in birds (Helbig 1991) and in sand-hoppers (Pardi et al 1983). To investigate vector orientation determinism in toads we caught six males and six females in the four populations for two cross-breeding protocols: adjacent cross-breeding (deviation of 90° between both parental migration routes) and opposite cross-breeding (deviation of 180° between both parental migration routes). Three and four replicates were made for each kind of adjacent cross-breeding (W/N, N/E, E/S and S/W) and opposite cross-breeding (N/S and E/W), respectively. For each protocol we exchanged the parents' population of origin to control for a potential maternal effect. Juveniles from adjacent cross-breeding seemed to express a course halfway between expected parental courses (Figure 18, Figure 22, Table 7, Table 8). No preferential orientation was detected for opposite cross-breeding (Figure 18, Table 9, Table 10). Our results are congruent with the genetic determinism based on four codominant alleles located on one or two loci previously proposed in the literature (Helbig 1991, Pardi et al 1983, Figure 19). More importantly, these results illustrate the potential cost of random dispersal in a landscape

structured by local adaptation.

Given the biparental mode of inheritance, the extremely rapid arising of a consistent vector orientation is quite puzzling. Settlers are indeed expected to possess all kinds of directional information as the ponds surrounding the studied ponds present drastically different migration routes. Moreover, the landscape selective pressure should not strongly impact settlers as adults are more experienced and mobile than first-time migrants. If the landscape selective pressure does not affect adults, some adults could then mate in ponds presenting a migration route which does not match their own directional information. They would therefore produce offspring with non-adaptive vector orientation. Under the hypothesis that the landscape configuration does not affect adults, adults with non-adaptive directional information would persist over time in the breeding pool and considerably slow down the arising of a consistent vector orientation. We thus advance two hypotheses to explain the rapid arising of vector orientation in the studied populations: 1) settlers' directional information is diverse and the massive death of juveniles with non-adaptive vector orientation during the first migration compensate for the persistence of adults with non-adaptive directional information in the population, 2) settlers' directional information match the local landscape configuration because the landscape selective pressure affects both adults and juveniles. It enables a selective sorting of adults according to their directional information. We used a model approach to estimate the probability of observing vector orientation only seven-year after the pond creation under the hypothesis that settlers' genotypes encompass a random set of directional information (Bearhop et al 2005). Under the most favourable parameterisation (see methods and [Table 4](#) in supplementary material), the probability of detecting vector orientation did not exceed 0.33 ([Figure 20](#)). The hypothesis that the landscape does not affect adults is therefore weakly supported. The landscape configuration can theoretically promote spatial and temporal sorting of adults according to their directional information. First, adults with different orientations can reach the breeding location at different periods which generates non-random mating (Bearhop et al 2005). This temporal segregation of breeding periods was revealed to promote rapid evolution of vector orientation in Eurasian blackcap (Bearhop et al 2005), but seems unlikely to occur in explosive breeders like common toads. Second, the directional information borne by dispersers could simply influence their trajectory during pond-searching, and thus impact their settling location.

In other words, adults reaching the pond would already possess the appropriate directional information. Non-random dispersal was suggested to promote the rapid evolution of vector orientation in the Eurasian blackcap (Berthold et al 1992) and was revealed to drive rapid evolution at small spatial scales in Great tits (Garant et al 2005). This hypothesis is however particularly new and thus deserves further attention.

Human activities can induce extremely rapid changes in the landscape configuration, and toads may cope with rapid habitat changes thanks to the rapid evolution of vector orientation. Nevertheless, human activities also induce a number of environmental perturbations which can disrupt animal magnetic navigation (Engels et al 2014, Fuxjager et al 2014, Putman et al 2014). Urban electromagnetic noises indeed disturbs birds magnetic compass orientation (Engels et al 2014) and distorted magnetic conditions during early growth disrupts magnetic navigation of juveniles sea turtles and steelhead trouts (Fuxjager et al 2014, Putman et al 2014). We investigated whether water contamination by a worldwide used chemical product known to alter tadpole foraging behaviour (Mandrillon et al 2007) could impact vector orientation. Ten breeding pairs were caught in the South population and clutches were split in two samples of 150 tadpoles; one assigned to the “control group” and the other to the “herbicide group” (exposed to water contamination with Amitrole from the 40th day until metamorphosis). Whereas the control group successfully headed south, juveniles from the herbicide group were randomly oriented (Figure 16, Figure 23, Table 11, Table 12). Our results highlight that herbicide exposure during larval development significantly disrupts vector orientation at the population scale (Figure 16, Table 12). Vector orientation disruption was apparently not induced by poor physical condition as juveniles from the “control group” and the “herbicide group” seemed in similar conditions. Such disruption can however result from different kinds of perturbations: e.g. changes in motivation to orient properly, loss or change of the inherited directional information, incapacity to perceive the magnetic field. Tested Amitrol concentration are similar to the concentrations measured in natural environments (Mandrillon et al 2007), it is therefore likely that farming practices impact this adaptive response to habitat fragmentation in the wild. Further studies on factors disrupting magnetic navigation in the wild would be extremely valuable to understand the impact of human activities on animal orientation (Engels et al 2014, Fuxjager et al 2014, Putman et al 2014).

Although short distance migration is widespread in the animal kingdom, the idea that landscape configuration can drive local adaptation based on compass orientation has been neglected. As we evidenced such phenomenon in toads, one may ask whether such ability is frequent in short distance migratory species. Vector orientation is expected to be beneficial as soon as naive animals have to head towards an unknown location without experienced individuals. This situation may arise whenever migratory species have to target a suitable habitat in fragmented landscapes. As compass orientation is widespread in the animal kingdom, vector orientation could be more prevalent than previously thought in short distance migratory species.

Methods

Results presented in this article correspond to a modelling approach and four different experiments: (i) the characterization of vector orientation and the determination of its evolutionary rate, the examination of its geomagnetic basis (ii), its genetic determinism (iii), and its sensibility to herbicide exposure (iv). Experiments (i) and (iii) were carried out in 2007 on four populations, whereas experiments (ii) and (iv) were investigated on the South population in 2008 and 2012, respectively.

Studied populations selection

We focused on the landscape configuration within 500m around the breeding pond as this class of distance belongs to the class of migratory distances reported in *Bufo bufo* (range 118m to 3600m, (Janin et al 2011), and is in agreement with our previous work on this species (Janin et al 2009). We screened IGN maps of the Rhône-Alpes Region (South-Eastern France) and selected populations facing a narrowed migration route: most of the ponds' surrounding areas are composed by unsuitable habitats (croplands and urban area (Scribner et al 2001, Janin et al 2012), and scarce forest patches are located only on one side of the breeding ground. In this type of configuration, only a short range of migration routes enable naive toadlets to reach the targeted habitat (i.e. the forest). As croplands have been found to exert an important resistance on common toad movements and have significant effect on mortality (Janin et al 2011, Janin et al 2012) and dehydration in amphibian juveniles (Rothermel et al 2002), one should expect this landscape configuration to exert an important selective pressure on these species during juvenile migration. For convenience, we selected four populations displaying migration routes roughly aligned with cardinal points (referred hereafter as the North, the South, the East and the West populations, Figure 15). The pond age and landscape consistency around the pond was controlled using 'Etat major maps' (1820-1858), aerial (1945-2000) and satellite photographs from the Geoportail website (<http://www.geoportail.gouv.fr>) and google earth (<http://www.google.fr/intl/fr/earth>). For each population, the landscape surrounding the pond remained untouched for more than 200 years. The date of the pond creation was used to estimate the age of the population: more than 200 years ago for the West population, more than 150 ago for the East population, less than 37 years ago for the North population, and less than 7 years ago for the South population. The latter population existed 150 years ago and the landscape around it has remained untouched for 200 years. The pond itself however completely disappeared between 1945 and 2000 as we can observe crops at the location of the South pond in satellite photographs. We therefore assumed that the second colonisation event started in 2000 and was independent from a potential previous establishment.

Vector orientation and its inheritance

In March 2007, ten males and females were caught in each population during the breeding

season. Intra-population matings were realized with four pairs to test the existence of vector orientation. And, to investigate its genetic determinism, inter population matings (cross-breedings) were carried out with the six other pairs. More specifically, two types of cross-breedings were performed: adjacent cross-breedings (90° deviation between the two parental migration routes) and opposite cross-breedings (180° deviation between the two parental migration routes). Three and four replicates were made for each kind of adjacent cross-breedings (W/N, N/E, E/S and S/W) and opposite cross-breedings (N/S and E/W), respectively. We controlled for a maternal effect by exchanging the parents' population of origin for half replicates for adjacent cross-breedings and for one out of the three replicates for opposite cross-breedings. Matings were realized in controlled laboratory conditions. After hatching, up to 300 tadpoles were reared until metamorphosis in 60*40*40 cm tanks, exposed to natural light at 21-24C. Tap water was aerated and weekly renewed. Tadpoles were fed ad libitum with spinach.

The orientation of first-time migrants was tested at metamorphosis (i.e. juvenile with four legs, less than 1mm of tail left and a gleaming dark skin, Gosner stage 44, (Gosner 1960) in a dark room using five experimental arenas. Setups were composed of a central pool (0.80 m diameter plastic bowl) inserted in a 3m circular arena surrounded by 8 pitfall traps (0.11m diameter plastic bowls) placed at cardinal and intermediary points. The central plastic bowl was filled with tap water and covered with a partly immersed net enabling toadlets to leave the central pool easily. V-shaped inner walls were placed at 75cm from the bowl edge to canalise toadlets toward traps.

An experiment per night was performed on each device (i.e. run). For each run, five toadlets from the same sibship were released in the centre of the plastic bowl at 19.00. Running experiments were stopped at 6.00 and the position of toadlets caught in traps was recorded (range: 3-5 toadlets per run). Animals were used only once, after which they were released in their population of origin. For each family, successive runs were performed on different experimental setups until obtaining the orientation of roughly 25 toadlets (range 21-29). Experimental setups were cleaned between each run.

Capture authorizations were obtained from the Ain and Isère Prefectures after the approval of the French Ministry of Environment and an ad hoc committee. A. Janin, J.-P. Léna and A. Merle are accredited for performing experiments with living animals (French diploma "Experimentation animale"). Manipulations were performed with great

respect of animal welfare.

Statistical analysis

Data were analysed in SAS 9.3 using non parametric circular statistics adjusted for discrete data (Batschelet 1981). As we expect juveniles to head toward a particular direction, we used V-tests to test whether our data significantly differs from randomness (Rayleigh tests were also performed and results are presented in the supplementary material). The expected orientation used to compute V-tests depended on the experiment. For the test of vector orientation (i.e. intra-population matings), the expected orientation was the direction of the migration route at the parental pond. For adjacent cross-breedings, the expected an orientation was halfway between both parental migration routes as revealed by previous adjacent cross-breedings experiments on other organisms (Pardi et al 1983, Helbig 1991). For opposite cross-breedings, we did not expect any particular orientation (none was revealed by previous opposite cross-breedings experiments (Pardi et al 1983) and thus only performed Rayleigh tests.

V-tests were performed at the family level: we tested whether family orientation significantly differed from randomness. To do so, we computed the family mean vector (hereafter noted $r_{obs,fam}$; where 'obs' and 'fam' stand for 'observed' and 'family', respectively) and the V-statistic ($V_{obs,fam}$) for each family. Our data contain repeated measures which cannot be considered as independent observations: several siblings were indeed tested on the same experimental device and constitute a "run". We took this dependency into account by using the permutation method developped for repeated circular data (Follmann et al 1999). Using this permutation method, we computed for each family, the distribution of the mean vectors ($r_{null,fam}$; where 'null' refers to the null hypothesis) and the V-statistic ($V_{null,fam}$) expected under randomness (5000 permutations). For each family, the observed family mean vector ($r_{obs,fam}$) and V-statistic ($V_{obs,fam}$) were then compared with the distribution of these statistics ($r_{null,fam}$ and $V_{null,fam}$).

We then tested whether observed orientations were consistent with expected orientations by computing 95% confidence intervals (hereafter 95% CI). Confidence intervals were computed for each family. The family observed orientation was estimated by the second order statistic (i.e. the mean of the mean angle observed in each run, Batschelet

1981). We constructed 95% CI using non-parametric bootstrap with the symmetric arc method (Fisher et al 1989, Fisher et al 1993). Repeated measures were taken into account using (Ren et al 2010) bootstrap procedure for hierarchical data. As recommended, we created 1000 bootstrap sample for each family by sampling “runs” with replacement. For each bootstrap sample, 1000 resampling of one sibling per run were done and used to compute the second order statistic .

We then performed additional tests of uniformity at the population level. All individuals belonging to the same population were pooled to perform both a Rayleigh and a V-test. These tests were performed for each four populations exactly in the same way as the tests performed at the family level. They enabled to take into account the non-independency between individual recorded in a same run. The statistics observed on the original dataset (i.e. $r_{obs,pop}$ and $V_{obs,pop}$) were then compared to the ones obtained under the null hypothesis (i.e. $r_{null,pop}$ and $V_{null,pop}$). We used these additional tests to test the consistency of the results obtained with adjacent cross-breedings: we performed an additional test for each subset of data with identical expected orientation (e.g. the North-West orientation is expected for N/W and W/N cross breedings).

Magnetic basis of the vector orientation

In 2012, twenty clutches were collected in the South population during the breeding period. Tadpoles were reared as described above except that tanks were smaller (30*17*18cm) and hosted up to thirty tadpoles.

We used a 1,5m diameter arena surrounded by 36 pitfall traps and equipped with a 0.42m diameter central plastic bowl. Toadlets were released on a foam island located in the centre of the plastic bowl. V-shaped inner walls were placed at 0.5m from the centre of the arena to canalise toadlets toward traps.

We used Helmholtz-coils to rotate the horizontal component of the magnetic field by 180° around the experimental arena. More specifically, the device was composed of two coils (1 m radius, 20 windings per coil) vertically positioned, facing each other, and placed one meter away from each other. The coils axis was aligned with the horizontal component of the magnetic North. Experiments were performed either in natural magnetic conditions (i.e. coils powered off in the control conditions) or in artificial magnetic conditions (i.e. the horizontal axis was reversed by 180° thanks to a current of 2.2 A).

Artificial and natural magnetic conditions were measured with a magnetic field strength meter FH 55 (Magnet-Physic Inc) placed on a custom-made inclinometer. We measured a total intensity of $47.4 \mu\text{T}$ for the natural magnetic field at the centre of the arena (Horizontal axis = $22 \mu\text{T}$, Vertical axis = $42\mu\text{T}$, Inclination = 62.3°). The natural magnetic field was homogeneous in the whole arena (i.e. less than 1% deviation in intensity between the centre and the arena periphery). When the coils were turned on, the north magnetic was turned through 180° but the magnetic field intensity and inclination were not significantly altered in the central area (Table 1). Deviations were larger at V-shaped inner walls and pitfall traps (Table 2). The magnetic field induced by Helmholtz coils was homogenous in the central area and presented larger deviations at pitfall traps (Table 3). As juveniles orient themselves in the central part of the arena (i.e. before reaching V-shaped inner walls), peripheral deviations are not expected to alter juvenile orientation. The magnetic north had similar axes under natural and artificial magnetic conditions: we measured less than 5° of deviation between both axes.

Experiments were realised as above except that a mixture of each family was tested each night (5 to 20 individuals). Each family was represented by a unique animal in the mixture to avoid kinship effect. Magnetic conditions were inverted between each run, and were occasionally checked between experiments using a 3D magnetic compass (1056PhidgetSpatial, Phidget Inc.). Statistical analysis were performed as described above with one test performed for each treatment. 95% CI were computed for each family.

Modelling approach

We tested whether vector orientation can evolve within less than two generations (seven years) after the pond creation under the assumption that settlers' genotypes encompass a random set of directional information. To do so, we simulated the evolution of the different genotypes in a population experiencing a constant flow of settlers. We used the genetic model the most favourable to rapid evolution (i.e. the model based on two loci); this model indeed possesses only one genotype with null directional information whereas the other model has two ones (Figure 19). For the genotype with null directional information, all migration routes are as likely; hence, some juveniles with this genotype may survive the migration and bring non-adaptive alleles back to their natal population.

For each annual iteration, settlers' genotypes were randomly drawn from the whole

set of genotypes, matings occurred randomly and offspring genotypes were generated using Mendel's laws. Offspring genotypes were then confronted to the selective filter applied by the landscape configuration and their evolution was then monitored by the population vital rates.

The selective filter imposed by the landscape on genotypes was taken into account in first-time migrants' survival probabilities. In particular, juveniles possessing the genotype associated with the optimal route (the mean direction of the migration route) had the best chance of survival (100%) whereas juveniles with other migration routes were penalized by lower survival probabilities. We tested the sensibility of our model to different values of survival for non-optimal migration routes (Table 4). We then kept the selective filter which was the most favourable to vector orientaiton rapid evolution: juveniles possessing a genotype associated with a migration route with 45° and 90° deviation from the optimal route had 100% and 0% chance of survival, respectively (Table 4). Genotypes associated with larger deviations had no chance of survival. The genotype associated with null directional information (i.e. (NS; EW), Figure 19) had a 0.375 survival prospect; all eight directions are indeed as likely for this genotype. This implementation gave rise to a peaked fitness landscape around the genotype associated with the optimal route.

As we were mostly interested in the evolution of genotypes, we used a simplified life cycle model to mimic the demographic expansion following the population establishment. In particular we considered an unbiased sex ratio and we used the same set of parameters for both sexes as in our case these components have negligible effects on genotypes frequencies. While our objective was to simulate a demographic expansion following the population establishment, vital rates are usually measured at the demographic equilibrium; we therefore used the highest vital rates reported when several estimations were available in the literature: adult survival was set at 0.74 (Schmidt et al 1999). When a unique estimation of a parameter was reported in the literature, we tested a range of values comprised between a 20% cut and a 20% raise of this value: each breeding pair produced 300 first-time migrants (including the fecundity, the larval survival and the metamorphosis success, (Reading et al 1991, Gittins et al 1983), and only 0.0055% of toadlets survived until sexual maturity and returned to their natal pond (including the survival during the first winter and the two following years, and adult recruitment, (Reading et al 1991). The sexual maturity was set at four years, which corresponds to

the late-maturing sex (i.e. the females, Reading 1991). As the number of settlers can both promote and hinder rapid evolution, we tested the whole range of values reported in the literature: 30 to 60 (Pillet et al 2009, Lesbarreres et al 2010).

In order to test the existence of vector orientation in a realistic way, we confronted simulated data to real data obtained with the South population. More specifically we tested whether vector orientation could be as strong in the simulated population as it was in the real population in 2007 and 2008. For this purpose we computed the observed V-statistics ($V_{obs,south}$) using the data of the South population obtained in 2007 and 2008 experiments. $V_{obs,south}$ was computed as if performing a global V-test (see statistical analysis). We then simulated 1000 populations for each set of demographic parameters and computed the simulated V-statistics ($V_{sim,south}$) exactly as we did for the real data (same sample designs as in 2007 and 2008). In order to determine the probability of detecting vector orientation under the hypothesis that settlers' genotypes constitute a random set of directional information, we then compared the observed V-statistics $V_{obs,south}$ to the distribution of $V_{sim,south}$.

For each set of demographic parameter, we also checked whether the simulated population had realistic sizes. If the settlers' do not encompass a random set of directional information but a biased one, the landscape selective filter would improperly slow down the demographic expansion in the model, so that realistic population sizes may never be reached. We therefore simulated the maximal size of a population submitted to this selective filter by considering that all settlers possess appropriate directional information (SS). For each set of parameter, the simulated population sizes were then compared to the minimal number of breeding pairs estimated in the South population, c.a. 150. This latter was assumed from a census performed in 2006 (Janin et al 2009). Sets of parameters for which the highest simulated population size was lower than 150 breeding pairs, under the hypothesis that settlers possess appropriate directional information, were then discarded. In particular, only populations experiencing a constant flow of sixty settlers per year were subsequently considered.

The probability of detecting vector orientation two generations after the pond creation ranged between 0.13 and 0.23 under the hypothesis that settlers' genotypes encompass a random set of directional information (Figure 20). We cannot reject this hypothesis, but it is weakly supported, despite the fact that the parameterisation was

the most favourable to this hypothesis (overestimated offspring vital rates, highly peaked fitness landscape, two locus genetic model). Furthermore, even with extremely high rates of survival, no set of parameters enable to generate population sizes as large as the population size estimated in 2006 (Janin et al 2009). Moreover, if settlers mainly come from the closest ponds in the real population, settlers' genotypes should not be drawn from a random distribution but from a distribution biased in favour of the north direction. Given the lack of support of this hypothesis in such beneficial conditions, one should consider alternative hypotheses to explain this extremely rapid evolution.

Herbicide exposure

In 2008, ten breeding pairs were caught in the South population and experiments were done as described above except that tadpoles were reared in 40*30*30 cm tanks, and that sibships were split in two samples of 150 tadpoles, one assigned to the "herbicide group" and the other to the "control group". The tadpoles from the "herbicide group" were exposed to 0.1 mg/L water contamination with Amitrole (no adjuvant used) from the 40th day until metamorphosis (c.a. 30 days). This low concentration is usually reported in surface water in natural environments (measures range from 0.01mg/L to 1mg/L) and is known to alter tadpole foraging behaviour (Mandrillon et al 2007). Apart from Amitrole exposure, tadpoles and juveniles from both groups were reared and tested in identical conditions. More precisely, no amitrole was added in the water during orientation experiments. The orientation of thirteen toadlets per sibship and per treatment was tested in the conditions described for vector orientation characterization with two experimental devices and with 5 to 8 individuals tested in each run. Data were analysed in the same way. Statistical analysis were performed as described above with one test performed for each treatment. 95% CI were computed for each treatment.

Acknowledgments

We thank Sandrine Plenet, Michel Baguette and Hervé Cadiou and Suzanne Lutfalla for reviewing. We also thank Jean-Jacque Hecht and Laurent Morel for technical assistance regarding the Helmholtz-coils. This research was supported by the Rhone-Alps region (Environment cluster), the University of Lyon 1 (BQR 2010) and the CG Isère 2010.

1509

1510 **Author Contributions**

1511 J.A, L.JP. and J.P. designed the experiments which were carried out by J.A. and
1512 M.A.; M.A, J.A and L.JP. performed the analyses and interpreted the results; M.A, L.JP
1513 and J.A. wrote the first draft of the manuscript and all authors contributed to the revision.

1514

1515 **Author Information**

1516 The authors declare that they have no competing financial interests. Correspondence and
1517 requests for materials should be addressed to the corresponding author.

1518

| | magnetic field | |
|--------------------------------------------------------|-----------------------|-------------------|
| | natural | artificial |
| Total intensity (μT) | 47,4 | 47,1 |
| Horizontal intensity (μT) | 22 | 21,4 |
| Inclination ($^\circ$) | 62,3 | 63 |

Table 1 – Measures of the magnetic field at the centre of the arena in normal and artificial magnetic condition

| | central area | | V-shaped walls | pitfall traps |
|--------------------------------------|---------------------|-----------|-----------------------|----------------------|
| distance from the centre (cm) | centre | 25 | 50 | 65 |
| Total intensity | 1% | 1% | 2% | 4% |
| Horizontal intensity | 3% | 4% | 8% | 22% |
| Inclination | 1% | 1% | 3% | 3% |

Table 2 – Maximum percentage of deviation between natural and artificial magnetic conditions . Deviations were measured at the centre of the experimental arena and 25cm, 50cm and 65cm away from the centre. V-shaped inner walls begin at 50cm and pitfall traps begin at 65cm from the centre of the arena.

| | central area | V-shaped walls | pitfall traps |
|--------------------------------------|---------------------|-----------------------|----------------------|
| distance from the centre (cm) | 25 | 50 | 65 |
| Total intensity | 0% | 1% | 4% |
| Horizontal intensity | 1% | 5% | 20% |
| Inclination | 0% | 2% | 2% |

Table 3 – Maximum deviations of the artificial magnetic field between the center of the arena and peripheral areas . Deviations were measured at 25cm, 50cm and 65cm away from the centre of the experimental arena.

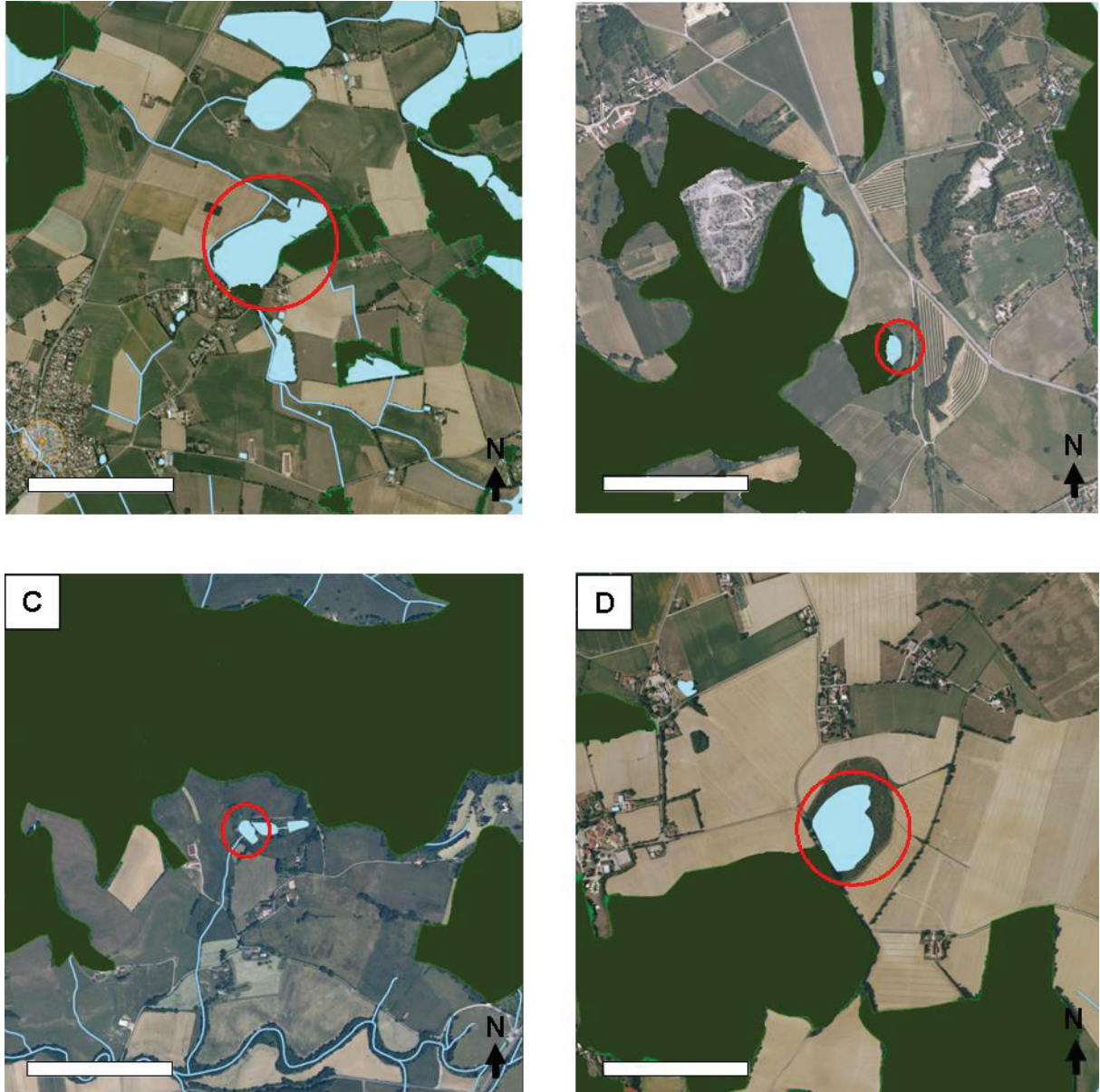


Figure 15 – Satellite views of the four studied populations. Studied ponds are noted by red circles, ponds and forests are highlighted in blue and green, respectively.

(A) The East population was created more than 200 years ago ($45^{\circ}54'15.54''\text{N}$, $4^{\circ}56'47.45''\text{E}$); (B) the West population was created more than 150 years ago ($45^{\circ}47'10.76''\text{N}$, $5^{\circ}25'43.36''\text{E}$); (C) the North population was created less than 37 years ago ($45^{\circ}27'1.04''\text{N}$, $5^{\circ}1'18.76''\text{E}$); (D) the South population was created less than 7 years ago ($45^{\circ}53'35.40''\text{N}$, $5^{\circ}3'57.63''\text{E}$). Scale bar: 500m.

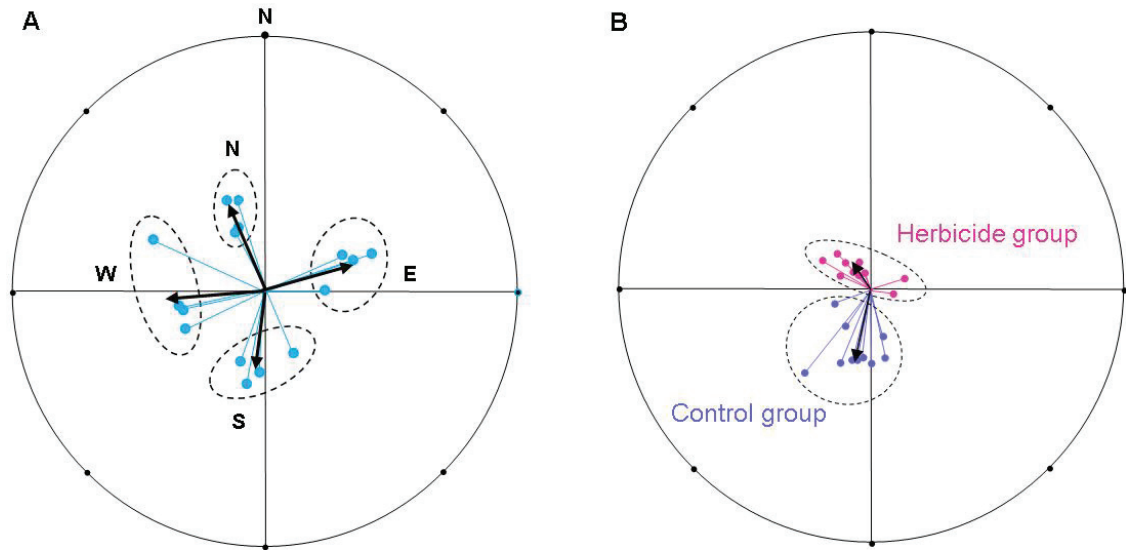


Figure 16 – Mean family directions measured in the four populations (A) and measured in the South population after water contamination (B). Families and population mean directions are presented by lines ended by dots and by black arrows, respectively (the lengths of vector correspond to the mean vector lengths). Populations and treatment groups are symbolized by letters and dashed circles. (A) V-tests were performed for each population revealed that juveniles' preferential orientations match expected ones. For the North, East, South and West populations, $n = 95$, $p < 0.001$; $n = 101$, $p < 0.001$; $n = 101$, $p < 0.001$; $n = 84$, $p < 0.001$, respectively (Table 6). (B) V-tests performed for each treatment revealed vector orientation in the control group ($n = 134$, $p < 0.001$) but not in the herbicide group ($n = 120$, $p = 0.87$, Table 12)

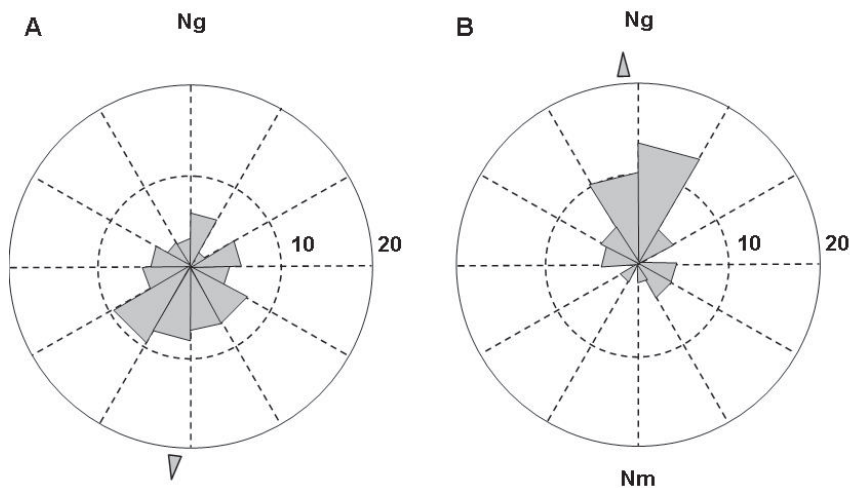


Figure 17 – Individual directions measured on juveniles from the South population tested in ambient (A) and inverted magnetic field (B). Circular grey histograms represent headcounts (the circular dashed line corresponds to 10 individuals), arrow head indicates juveniles' mean orientation; Nm and Ng refer to the location of the magnetic and geographic North, respectively. V-tests performed for each magnetic condition revealed that juveniles' preferential orientation is South in natural magnetic field ($n = 64$, $p = 0.05$) and North in ambient magnetic field ($n = 51$, $p < 0.001$).

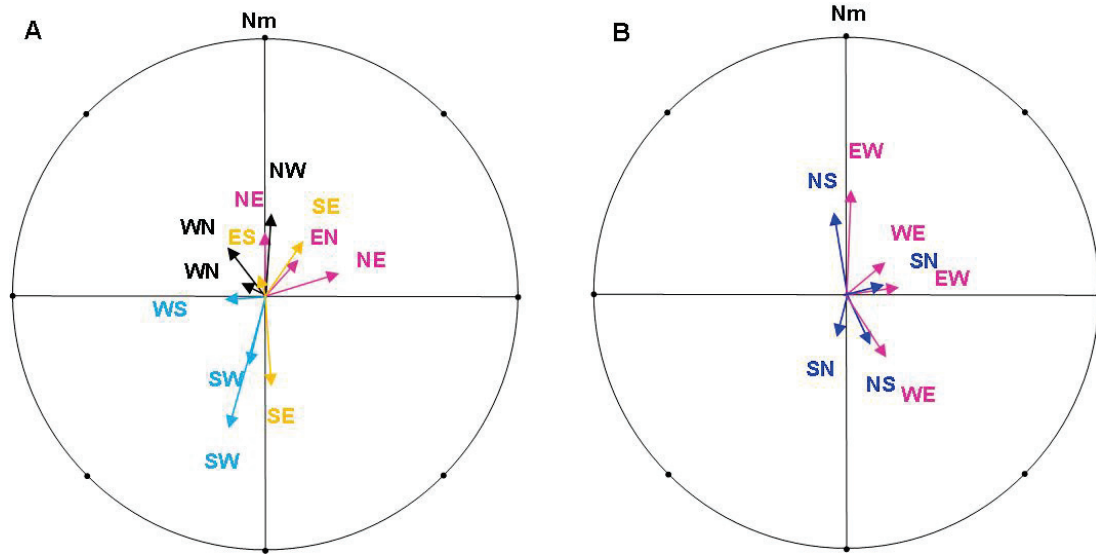


Figure 18 – Mean directions of juveniles resulting from cross-breeding experiments. Each arrow represents the mean direction of a pair progeny, with the first letter representing the mother's population. (A) Global V-tests were performed for each expected orientation (For the North-East, South-East, West-South and North-West cross-breeds $n = 67$, $p < 0.001$; $n = 71$, $p = 0.26$; $n = 70$, $p < 0.001$ and $n = 75$, $p < 0.001$, respectively). (B) Global V-test performed for each expected direction did not reveal significant orientation of juveniles from opposite cross-breeds. For North-South and East-West cross-breeds, $n = 91$, $p = 0.89$ and $n = 95$, $p = 0.17$, respectively. Presented analyses and vector length in the figure were calculated under the unimodal distribution hypothesis.

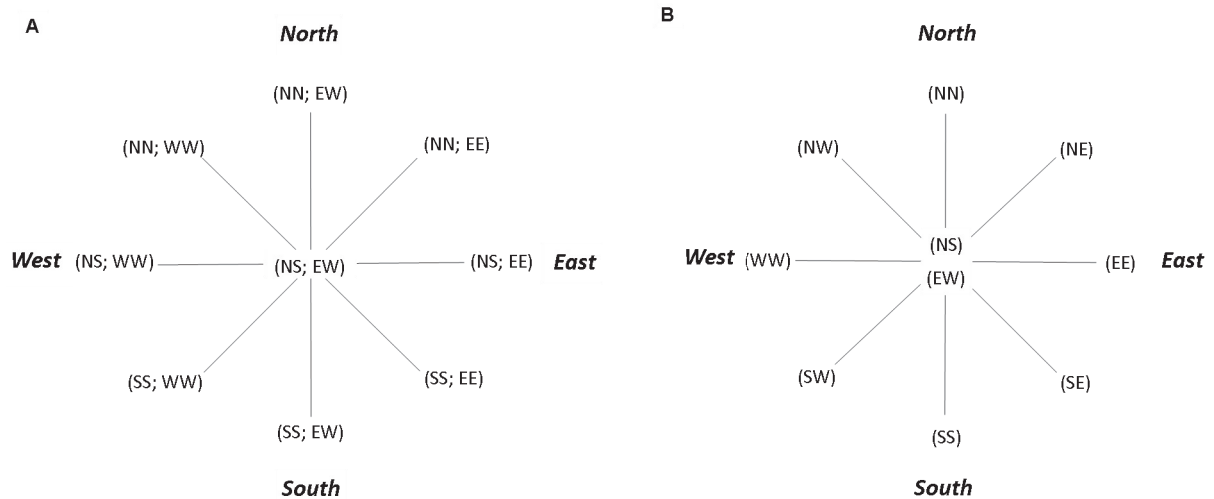


Figure 19 – Genetic models proposed for the mode of inheritance of vector orientation. Both models match the results of cross-breeding experiments. Genotypes and cardinal points are presented in both models; genotypes which are not associated with any particular directional information are located in the center of the figure. A) Model based on two genes: one describing the longitudinal information (North and South alleles) and the other focusing on the latitudinal information (East and West alleles). B) Model based on one locus and four alleles (North, South, East and West).

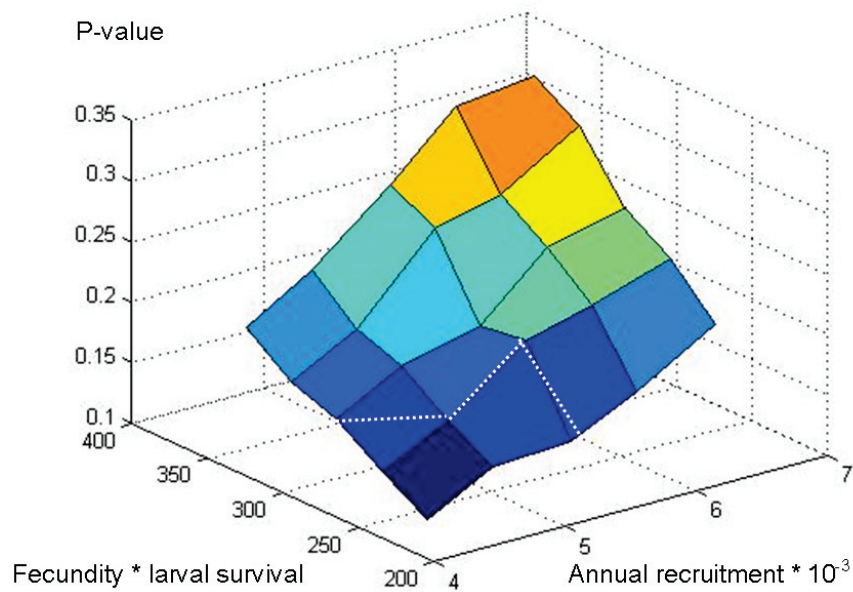


Figure 20 – Distribution surface of the probability of detecting vector orientation in simulated populations (p-value) according to variations of the number of first-time migrant produced by each couple (fecundity * larval survival), and the proportion of juveniles coming back to their natal pond when sexually mature (annual recruitment).

This distribution surface was obtained for populations experiencing a constant flow of 60 settlers per year. Simulation outputs located under the white dotted line correspond to sets of parameters unable to give rise to realistic population sizes.

| survival probabilities | | | | model output | |
|------------------------|---------------|---------------|-----------------|-------------------------|-----------------|
| optimal route | 45° deviation | 90° deviation | > 90° deviation | maximum population size | maximum p-value |
| 1 | 0 | 0 | 0 | 239 | 0,13 |
| 1 | 0,25 | 0 | 0 | 249 | 0,20 |
| 1 | 0,50 | 0 | 0 | 261 | 0,23 |
| 1 | 0,75 | 0 | 0 | 274 | 0,28 |
| 1 | 1 | 0 | 0 | 284 | 0,33 |
| 1 | 1 | 0,25 | 0 | 291 | 0,29 |
| 1 | 1 | 0,50 | 0 | 306 | 0,24 |
| 1 | 1 | 0,75 | 0 | 322 | 0,20 |
| 1 | 1 | 1 | 0 | 337 | 0,17 |

Table 4 – Sensibility analysis of the model to variations in the sharpness of the selective pressure. Survival probabilities associated with different migration routes were changed in order to find the most favourable selective filter to the rapid evolution of vector orientation. The model output reveals that the most favourable parametrisation gives a 33% chance of detecting vector orientation under the hypothesis that settlers bear all kinds of directional information.

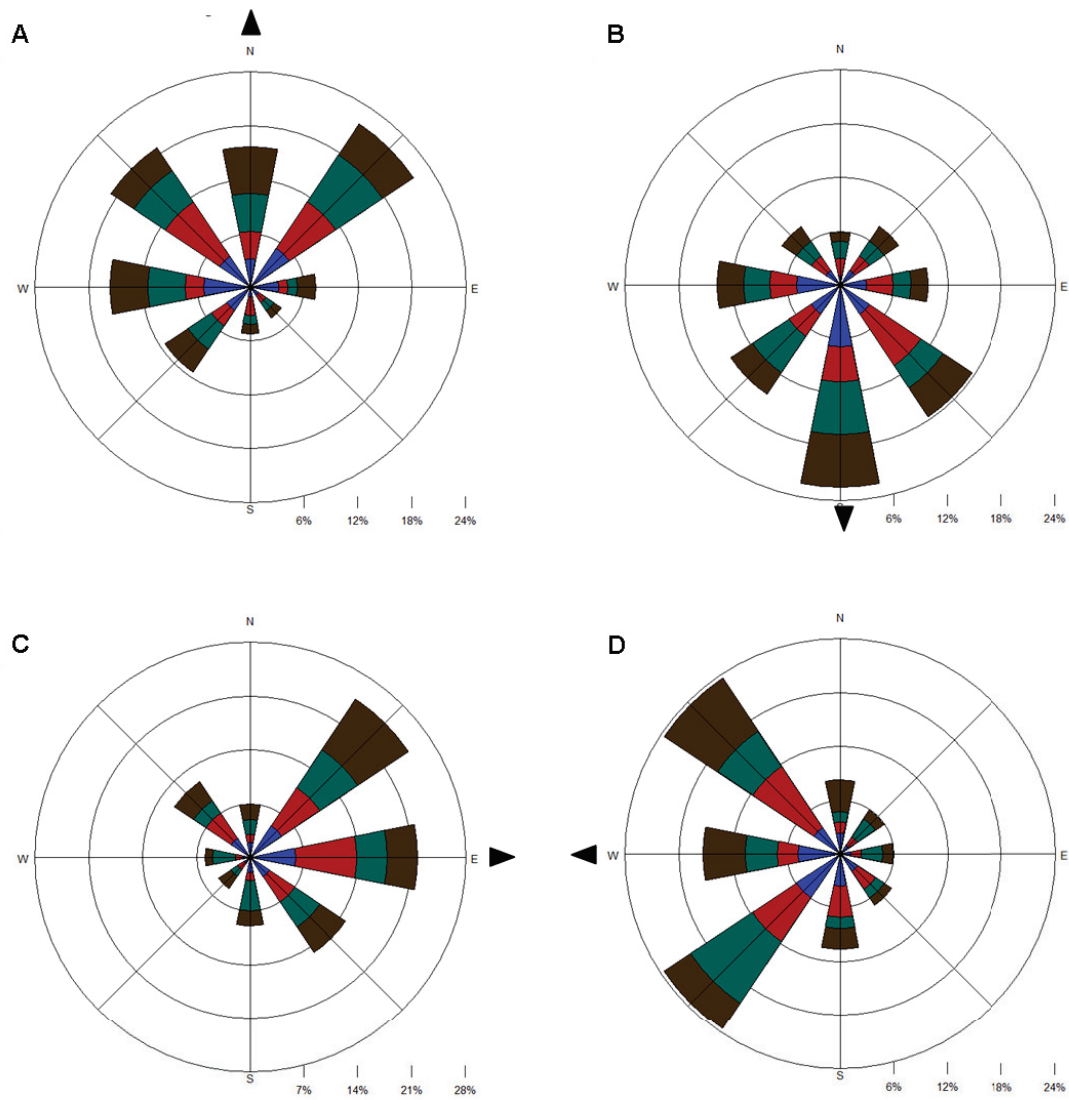


Figure 21 – Rose diagrams presenting individual orientations for each family in the four tested populations. Expected orientations are indicated by a black triangle. Different colours correspond to data from different families. Numbers are indicated for each inner circle and presented at the bottom of each diagram describe each inner circle and refer to effectives. Percent numbers were computed using the whole population sample.

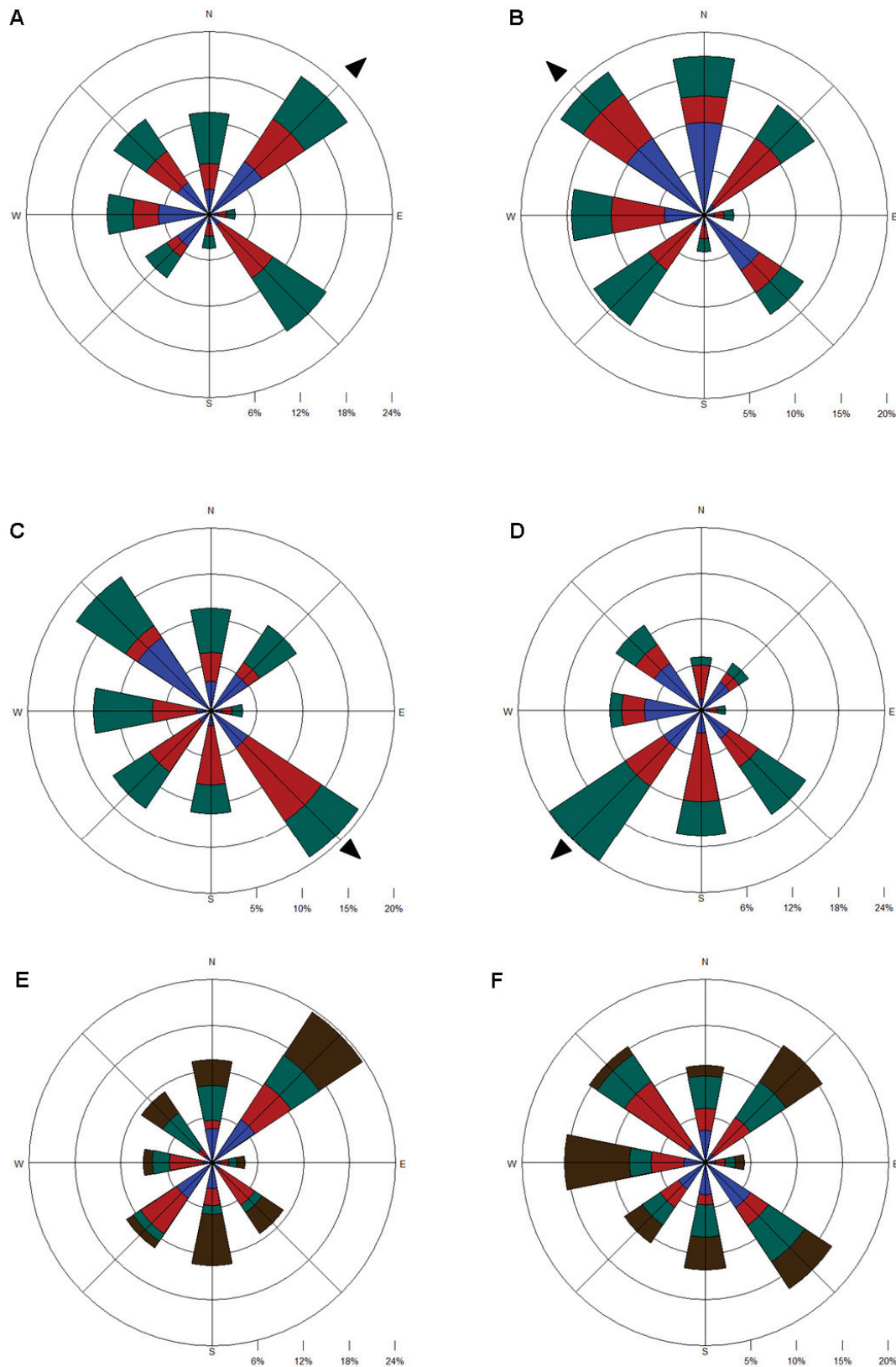


Figure 22 – Rose diagrams presenting individual orientations for cross-breeding experiments. Expected orientations are indicated by a black triangle. Panels E and F correspond to East*West and North*South cross-breeding experiments, respectively. Different colours correspond to data from different families. Numbers are indicated for each inner circle and presented at the bottom of each diagram describe each inner circle and refer to effectives. Percent numbers were computed using the whole population sample.

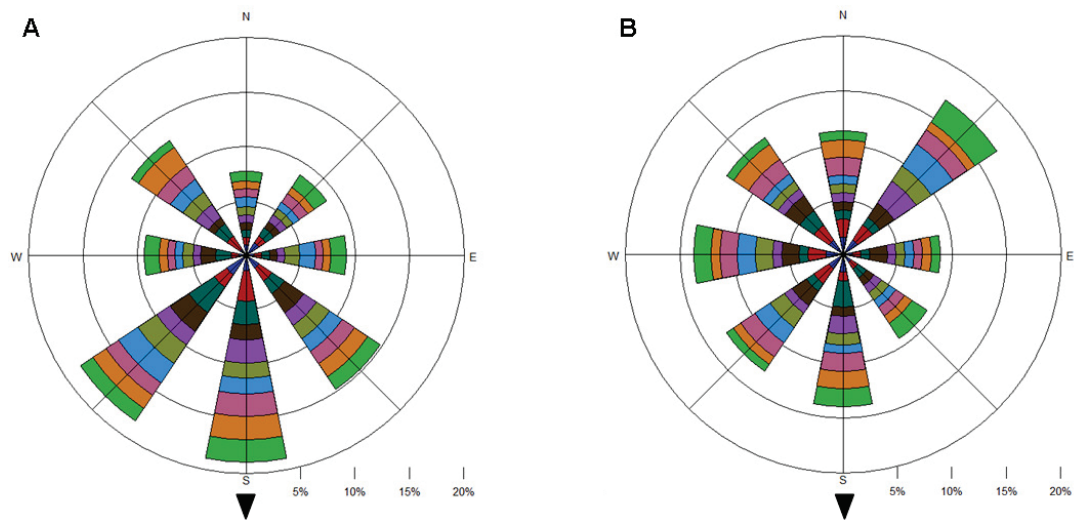


Figure 23 – Rose diagrams presenting individual orientations after herbicide exposure in the South population.

Expected orientations are indicated by a black triangle. Expected orientations are indicated by a black triangle. Panels A and B correspond to the control and treated group, respectively. Different colours correspond to data from different families. Numbers are indicated for each inner circle and presented at the bottom of each diagram describe each inner circle and refer to effectives. Percent numbers were computed using the whole population sample.

| Population | family | N | N runs | Expected orientation | Observed orientation | 95% CI | r | p-value | |
|------------|--------|----|--------|----------------------|----------------------|--------|------|------------------|------------------|
| | | | | | | | | Rayleigh test | V-test |
| North | 1 | 25 | 6 | 0 | 330 | 31 | 0,30 | 0,01 | < 0,01 |
| | 2 | 24 | 6 | 0 | 342 | 41 | 0,33 | 0,04 | 0,01 |
| | 3 | 24 | 5 | 0 | 338 | 19 | 0,33 | < 0,01 | < 0,01 |
| | 4 | 23 | 6 | 0 | 336 | 31 | 0,28 | 0,02 | 0,01 |
| East | 1 | 23 | 6 | 90 | 59 | 48 | 0,38 | 0,03 | 0,01 |
| | 2 | 26 | 4 | 90 | 77 | 26 | 0,46 | 0,03 | 0,01 |
| | 3 | 26 | 6 | 90 | 76 | 55 | 0,20 | 0,08 | 0,01 |
| | 4 | 26 | 5 | 90 | 65 | 24 | 0,35 | 0,01 | < 0,01 |
| South | 1 | 27 | 6 | 180 | 190 | 26 | 0,39 | 0,01 | < 0,01 |
| | 2 | 26 | 6 | 180 | 161 | 54 | 0,26 | 0,19 | 0,05 |
| | 3 | 25 | 6 | 180 | 196 | 48 | 0,32 | 0,09 | 0,02 |
| | 4 | 23 | 5 | 180 | 190 | 33 | 0,32 | 0,02 | < 0,01 |
| West | 1 | 21 | 5 | 270 | 238 | 42 | 0,36 | 0,06 | 0,02 |
| | 2 | 22 | 5 | 270 | 264 | 39 | 0,35 | 0,06 | 0,01 |
| | 3 | 21 | 5 | 270 | 254 | 45 | 0,31 | 0,16 | 0,03 |
| | 4 | 20 | 4 | 270 | 291 | 58 | 0,45 | 0,07 | 0,02 |

Table 5 – Details of the statistical tests performed at the family level when testing the existence of vector orientation in the four studied populations.

Rows correspond to different families. Abbreviations: N (number of individual), N runs (number of runs), 95% CI (95% Confidence interval), r (the family mean vector). Expected and Observed orientations are in degrees, as well as 95% CI. Significant values are in bold.

| Population | N | Expected orientation | Observed orientation | r | p-value | |
|------------|-----|----------------------|----------------------|------|---------------|---------------|
| | | | | | Rayleigh test | V-test |
| North | 96 | 0 | 337 | 0,30 | < 0,01 | < 0,01 |
| East | 101 | 90 | 69 | 0,34 | < 0,01 | < 0,01 |
| South | 101 | 180 | 185 | 0,31 | < 0,01 | < 0,01 |
| West | 84 | 270 | 264 | 0,34 | < 0,01 | < 0,01 |

Table 6 – Details of the statistical tests performed at the population level when testing the existence of vector orientation in the four studied populations.

Rows correspond to different populations. Abbreviations: N (number of individual), r (the family mean vector). Expected and Observed orientations are in degrees. Significant values are in bold.

| Mother population | Father population | N | N runs | Expected orientation | Observed orientation | 95% CI | r | p-value | |
|-------------------|-------------------|----|--------|----------------------|----------------------|--------|------|---------------|-------------|
| | | | | | | | | Rayleigh test | V-test |
| East | North | 23 | 5 | 45 | 35 | 43 | 0,19 | 0,12 | 0,01 |
| North | East | 22 | 7 | 45 | 356 | 53 | 0,33 | 0,23 | 0,11 |
| North | East | 22 | 5 | 45 | 74 | 47 | 0,28 | 0,09 | 0,03 |
| East | South | 26 | 5 | 135 | 338 | 130 | 0,07 | 0,69 | 0,79 |
| South | East | 22 | 5 | 135 | 30 | 38 | 0,26 | 0,07 | 0,63 |
| South | East | 23 | 5 | 135 | 173 | 46 | 0,35 | 0,10 | 0,07 |
| West | South | 26 | 6 | 225 | 261 | 85 | 0,15 | 0,42 | 0,17 |
| South | West | 23 | 5 | 225 | 198 | 38 | 0,27 | 0,07 | 0,02 |
| South | West | 21 | 5 | 225 | 198 | 26 | 0,51 | 0,01 | 0,01 |
| North | West | 29 | 6 | 315 | 1 | 42 | 0,31 | 0,02 | 0,06 |
| West | North | 24 | 6 | 315 | 353 | 75 | 0,23 | 0,17 | 0,03 |
| West | North | 22 | 5 | 315 | 301 | 102 | 0,09 | 0,73 | 0,23 |

Table 7 – Details of the statistical tests performed at the family level when testing vector orientation inheritance with adjacent cross-breeds.

Rows correspond to different families. Abbreviations: N (number of individual), N runs (number of runs), 95% CI (95% Confidence interval), r (the family mean vector). Expected and Observed orientations are in degrees, as well as 95% CI. Significant values are in bold.

| cross breeding | N | Expected orientation | Observed orientation | r | p-value | |
|----------------|----|----------------------|----------------------|------|---------------|---------------|
| | | | | | Rayleigh test | V-test |
| North-East | 67 | 32 | 45 | 0,22 | 0,02 | < 0,01 |
| South-East | 71 | 113 | 135 | 0,05 | 0,79 | 0,26 |
| West-South | 70 | 207 | 225 | 0,28 | < 0,01 | < 0,01 |
| North-West | 75 | 351 | 315 | 0,19 | 0,02 | 0,01 |

Table 8 – Details of the statistical tests performed at the population level when testing vector orientation inheritance with adjacent cross breedings.

Rows correspond to different expected orientations. Abbreviations: N (number of individual), r (the family mean vector). Expected and Observed orientations are in degrees. Significant values are in bold.

| Mother population | Father population | N | N runs | unimodal | | | | bimodal |
|--------------------------|--------------------------|----------|---------------|-----------------------------|---------------|----------|-------------------------|-------------------------|
| | | | | Observed orientation | 95% CI | r | Rayleigh p-value | Rayleigh p-value |
| East | West | 21 | 5 | 358 | 33 | 0,37 | 0,01 | 0,97 |
| East | West | 25 | 5 | 84 | 75 | 0,19 | 0,23 | 0,05 |
| West | East | 24 | 5 | 51 | 103 | 0,17 | 0,35 | 0,02 |
| West | East | 25 | 5 | 148 | 21 | 0,27 | 0,00 | 0,02 |
| North | South | 22 | 5 | 154 | 62 | 0,18 | 0,20 | 0,40 |
| North | South | 24 | 5 | 351 | 64 | 0,29 | 0,17 | 0,23 |
| South | North | 24 | 5 | 72 | 163 | 0,12 | 0,59 | 0,84 |
| South | North | 21 | 5 | 192 | 63 | 0,14 | 0,34 | 0,26 |

Table 9 – Details of the statistical tests performed at the family level when testing the inheritance of vector orientation with opposite cross-breedings.

Rows correspond to different families. Abbreviations: N (number of individual), N runs (number of runs), 95% CI (95% Confidence interval), r (the family mean vector). Statistical analyses were performed using unimodal or bimodal hypothesis as the null hypothesis. Observed orientations and 95% CI are in degrees. Significant values are in bold.

| cross breeding | N | Observed orientation | unimodal | | bimodal |
|-----------------------|----------|-----------------------------|-----------------|-------------------------|-------------------------|
| | | | r | Rayleigh p-value | Rayleigh p-value |
| North-South | 91 | 80 | 0,03 | 0,89 | 0,32 |
| East-West | 95 | 59 | 0,13 | 0,17 | 0,07 |

Table 10 – Details of the statistical tests performed at the population level when testing vector orientation inheritance with opposite cross breedings.

Rows correspond to different expected orientations. Abbreviations: N (number of individual), r (the family mean vector). The observed orientation is in degrees. Statistical analyses were performed using unimodal or bimodal hypothesis as the null hypothesis. Significant values are in bold.

| Treatment | family | N | N runs | Expected orientation | Observed orientation | 95% CI | r | p-value | |
|-----------|--------|----|--------|----------------------|----------------------|--------|------|---------------|------------------|
| | | | | | | | | Rayleigh test | V-test |
| Control | 1 | 12 | 3 | 180 | 170 | 69 | 0,26 | 0,41 | 0,09 |
| | 2 | 14 | 3 | 180 | 188 | 57 | 0,26 | 0,18 | 0,03 |
| | 3 | 15 | 3 | 180 | 219 | 27 | 0,42 | 0,11 | 0,06 |
| | 4 | 14 | 3 | 180 | 194 | 19 | 0,29 | 0,03 | < 0,01 |
| | 5 | 13 | 3 | 180 | 185 | 82 | 0,23 | 0,57 | 0,14 |
| | 6 | 13 | 3 | 180 | 169 | 34 | 0,20 | 0,13 | 0,02 |
| | 7 | 13 | 3 | 180 | 194 | 56 | 0,27 | 0,55 | 0,12 |
| | 8 | 12 | 3 | 180 | 203 | 8 | 0,32 | 0,05 | 0,03 |
| | 9 | 14 | 3 | 180 | 217 | 36 | 0,19 | 0,12 | 0,08 |
| | 10 | 14 | 3 | 180 | 172 | 31 | 0,27 | 0,18 | 0,03 |
| Herbicide | 1 | 14 | 3 | 180 | 293 | 75 | 0,13 | 0,53 | 0,63 |
| | 2 | 13 | 4 | 180 | 38 | 113 | 0,14 | 0,65 | 0,76 |
| | 3 | 10 | 3 | 180 | 248 | 78 | 0,15 | 0,31 | 0,32 |
| | 4 | 13 | 3 | 180 | 304 | 107 | 0,09 | 0,76 | 0,67 |
| | 5 | 11 | 3 | 180 | 52 | 176 | 0,10 | 0,86 | 0,59 |
| | 6 | 10 | 3 | 180 | 312 | 71 | 0,14 | 0,35 | 0,84 |
| | 7 | 12 | 3 | 180 | 338 | 142 | 0,07 | 0,89 | 0,70 |
| | 8 | 13 | 3 | 180 | 300 | 17 | 0,21 | 0,07 | 0,85 |
| | 9 | 11 | 3 | 180 | 315 | 114 | 0,11 | 0,62 | 0,75 |
| | 10 | 13 | 3 | 180 | 94 | 141 | 0,12 | 0,86 | 0,46 |

Table 11 – Details of the statistical tests performed at the family level when testing the influence of herbicide exposure with juveniles from the South population.

Rows correspond to different families. Abbreviations: N (number of individual), N runs (number of runs), 95% CI (95% Confidence interval), r (the family mean vector). Expected and Observed orientations are in degrees, as well as 95% CI. Significant values are in bold.

| population | Treatment | N | Expected orientation | Observed orientation | r | p-value | |
|------------|-----------|-----|----------------------|----------------------|------|------------------|------------------|
| | | | | | | Rayleigh test | V-test |
| South | control | 134 | 18 | 193 | 0,25 | < 0,01 | < 0,01 |
| | herbicide | 120 | 180 | 321 | 0,07 | 0,12 | 0,87 |

Table 12 – Details of the statistical tests performed at the treatment level when testing vector orientation perturbation by herbicides.

Rows correspond to different treatments. Abbreviations: N (number of individual), r (the family mean vector). The observed and expected orientations are in degrees. Significant values are in bold.

| population | Magnetic field | N | N runs | Expected orientation | Observed orientation | 95% CI | r | p-value | |
|------------|----------------|----|--------|----------------------|----------------------|--------|------|------------------|------------------|
| | | | | | | | | Rayleigh test | V-test |
| South | natural | 64 | 16 | 180 | 234 | 84 | 0,25 | 0,23 | 0,05 |
| | artificial | 51 | 16 | 0 | 5 | 33 | 0,44 | < 0,01 | < 0,01 |

Table 13 – Details of the statistical tests performed when testing the influence of the magnetic field on vector orientation.

Rows correspond to different magnetic conditions. Abbreviations: N (number of individual), N runs (number of runs), 95% CI (95% Confidence interval), r (the family mean vector). Observed and expected orientations are in degrees, as well as 95% CI. Significant values are in bold.

Troisième partie

Évolution du comportement exploratoire en paysage fragmenté

1519 Avant-propos

1520 La première partie de ce travail suggère que l'orientation vectorielle évolue de manière
1521 convergente en réponse à des pressions de sélection locales. Les expériences de croisements
1522 suggèrent en effet que des populations distantes expriment des orientations vectorielles qui
1523 reposent sur des bases génétiques communes et compatibles entre elles (la descendance
1524 hybride exprime une orientation vectorielle intermédiaire, cf [Partie II](#)). Il semble ainsi
1525 raisonnable de supposer que tous les individus, qu'ils vivent dans un environnement
1526 fragmenté ou non, expriment une orientation préférentielle lors de leur première
1527 migration³. Ainsi, la présence d'orientation vectorielle à l'échelle de la population serait
1528 le résultat d'un processus de tri des individus, en fonction de leur orientation vectorielle,
1529 qui serait effectué localement par la configuration paysagère. Deux populations distantes
1530 présentant une orientation vectorielle Sud semblent ainsi être le résultat de processus
1531 évolutifs indépendants et convergents vers un même phénotype. Cependant, il est difficile
1532 de prouver l'existence de processus évolutifs indépendants puisque les bases génétiques
1533 sont communes (cf [2.3.1](#)).

1534 La deuxième partie de l'article présenté ci-dessous, vise à mettre en évidence
1535 l'existence d'évolution convergente en paysage fragmenté. Cette partie analyse l'évolution
1536 d'un trait phénotypique sous régulation polygénique susceptible d'être affecté par la
1537 fragmentation du paysage : le comportement exploratoire. L'existence d'une régulation
1538 polygénique augmente la probabilité que deux phénotypes obtenus par des processus
1539 évolutifs indépendants reposent sur des bases génétiques différentes (Friedman et al 2007,
1540 Orr et al 2005). Ceci permet d'augmenter les chances de détecter les bases génétiques
1541 différentes en utilisant des croisements inter-populationnels et ainsi de démontrer l'origine
1542 indépendante de ces phénotypes similaires (Hawley et al 2006). Dans ce travail, nous avons
1543 cherché à mettre en évidence l'évolution convergente du comportement exploratoire en
1544 réponse à la fragmentation. Ainsi, nous avons réalisé des croisements entre populations
1545 plus ou moins distantes afin de détecter l'existence de bases génétiques différentes et donc
1546 l'existence d'évolution convergente.

1547 La première partie de cet article vise à confirmer l'existence d'une modification du
1548 comportement exploratoire des juvéniles de *B. bufo* en réponse à la fragmentation (résultat

3. J'ai cherché à tester cette hypothèse au cours de ma première année de thèse en étudiant la descendance d'individus provenant de populations situées au cœur d'un massif forestier. L'orientation vectorielle des juvéniles n'a cependant pas pu être estimée en raison des difficultés présentées plus haut.

1549 suggéré par Janin et al 2012a). Nous avons étudié le comportement exploratoire de
1550 juvéniles élevés en conditions standardisées mais originaires d’environnements fragmentés
1551 et non fragmentés. Cet article vient ainsi compléter les travaux de Janin et al (2012a) grâce
1552 à l’utilisation d’une approche expérimentale plus complète du comportement exploratoire
1553 et à l’étude de populations différentes. On s’attend à observer une augmentation
1554 du comportement exploratoire en paysage fragmenté qui permettrait de faire face à
1555 l’augmentation de la dispersion des ressources (cf 2.2). La nécessité de traverser la matrice
1556 lors de la complémentation d’habitat ou de la dispersion pourrait également favoriser
1557 la sélection de comportements limitant les risques associés aux mouvements dans la
1558 matrice (e.g. sélection de micro-habitats). Le type de micro-habitat utilisé (e.g. crêt
1559 ou combe forestière, zone déboisée ouverte ou recouverte de bois morts) est en effet
1560 un facteur déterminant des chances de survie chez les amphibiens (Rittenhouse et al
1561 2008). Comme les amphibiens expriment une préférence pour des micro-habitats favorables
1562 quand plusieurs conditions sont disponibles (Patrick et al 2006, Rittenhouse et al 2006),
1563 on peut s’attendre à ce que cette préférence soit accrue en paysage fragmenté.

Local outbreeding depression suggests convergent evolution of toads' movement traits in fragmented landscape

Authors

Alice Merle^a, Emilien Luquet^a, Sandrine Plénet^a, Agnès Janin^a, Pierre Joly^a, Jean-Paul Lena^{1 a}

Affiliations

^a UMR 5023 Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, Bât. Darwin C, 3 rue Raphaël Dubois, Université Claude Bernard Lyon1, F-69622 VILLEURBANNE Cedex FRANCE.

¹ Corresponding author. Tel: +33 4 72 43 16 51. E-mail: jean-paul.lena@univ-lyon1.fr.

Abstract

Landscape fragmentation reduces population size, connectivity and genetic diversity thus limiting the evolutionary potential of populations. Here we argue that landscape fragmentation promotes the independent arising of similar adaptive phenotypes (i.e. convergent evolution) by preventing the fast spreading of adaptive mutations between populations. We studied common toad exploratory behaviour and used common garden experiments to test this hypothesis. We performed intra-population breedings with toads from continuous and fragmented landscapes to reveal adaptations of the exploratory behaviour in response to landscape fragmentation; and realised inter-population cross-breedings between close and distant populations from fragmented landscapes to test the existence of convergent evolution. Juveniles from fragmented landscapes explored more in the moist area of the experimental device (i.e. highly mobile phenotype). Juveniles from inter-population cross-breedings explored less than others in moist areas. Such outbreeding depression suggests that close populations evolve independently from each other due to genetic isolation. Our results suggest that the genetic bases of the highly mobile phenotype differ between populations and imply that similar phenotypes arose independently. Convergent evolution is usually revealed between species or geographically

distant populations. Our study is, to our knowledge, the first indication that convergent evolution occurs, within the species, at local scale.

Keywords

Animal movement, exploratory behaviour, local selection, common garden experiment, personality, amphibian

Introduction

Animal movement is involved in various behaviours such as foraging, mate-location, predator avoidance, migration and dispersal (Nathan et al 2008). It then plays a crucial role in determining animal fate (e.g. Clobert et al 2012). Unravelling the influence of environmental changes on animal movement is a major challenge for behavioural and evolutionary ecology (Van Dyck et al 1999, Clobert et al 2012, Cote et al 2010). Animal movement results from the interplay between environmental conditions and numerous movement traits which can be classified into three phenotypic components: the internal state (i.e. physiological and psychological state influencing movement decisions), navigation abilities (i.e. perception capacities which enable animals to orient themselves), movement capacities (i.e. locomotor organs which determine the movement range; Nathan et al 2008). The internal state is quite a complex component as it includes traits which are continually modulated by the environment (e.g. dispersal timing; Clobert et al 2009) and traits which are rather constant over the animal lifetime (i.e. personality traits, Réale et al 2010). Personality traits refer to various behaviours (exploration, boldness, aggressiveness or sociability) which vary among individuals and are consistent over time and situations (Réale et al 2007, Dingemanse et al 2003, Brodin et al 2013). By affecting movement decision (e.g. dispersal, reviewed in Cote et al 2010; foraging, Ferrari et al 2014, Keiser et al 2014), personality traits influence animal fitness and seem to be under selection (Sih et al 2004, Réale et al 2007, Cote et al 2008, Bell 2007, Bókonyi et al 2012). Understanding the proximate factors that determine personality traits is therefore of prime interest (van Oers et al 2005, van Oers et al 2010, Cote et al 2010). Quantitative genetic and genomic studies identified a specific gene involved in personality traits in great tits (e.g. Fidler et al 2007, Korsten et al 2010) and revealed large additive genetic variance (e.g. van Oers et al 2004). As numerous movement traits (Clobert et al 2004), personality traits seem to be under polygenic regulation (van Oers et al 2005).

Landscape fragmentation is particularly suited to study the evolution of movement traits. By breaking apart habitat, it indeed constrains animal movements and constitute a strong selective pressure (Fahrig 2007). The evolutionary impact of landscape fragmentation on movement has been especially studied in the context of dispersal (Travis et al 1998, Van Dyck et al 1999, Bowler et al 2005, Kokko et al 2006, Ronce 2007). It is however challenging to understand how landscape fragmentation drives the evolution of

movement traits in other movement contexts. The evolutionary direction can indeed vary according to the landscape graininess (i.e. perception of landscape fragmentation) and the necessity of movements for survival (Van Dick et al 1999, Poethke et al 2003, Bowler et al 2005, Baguette et al 2007). When animals can complete their life cycles within patches (e.g. coarse grain), movements through the matrix are costly and provide variable benefits. Then, depending on the costs and benefits, movements through the matrix can either be selected (Hanski et al 2004, Merckx et al 2007, Ockinger et al 2012, Baguette et al 2012) or counter selected (e.g. Merckx et al 2003, Schtickzelle et al 2003, Bonte et al 2006, Ahlroth et al 2010). When animals cannot complete their life cycle within patches, they have to move through the matrix to use several habitat patches for survival (e.g. habitat complementation through ontogenic habitat shift, Pope et al 2000). In this case, landscape fragmentation should select for highly mobile phenotypes (i.e. fast and efficiently moving morphs, hereafter HM phenotype; Taylor et al 1995, Janin et al 2012a).

Landscape fragmentation acts as a selective pressure but also influences how populations can respond to selection. Landscape fragmentation indeed induces both habitat loss and patch isolation; it constrains population size and tends to reduce gene flows (Debinski et al 2000, Radespiel et al 2014, Saunders et al 1990). It generates small and isolated populations with reduced evolutionary potential because of low genetic diversity and genetic drift (Luquet et al 2011, Young et al 1996, Radespiel et al 2014). In such context, a unique selective pressure could give rise to independent evolutionary events generating similar (or identical) adaptive phenotypes with either identical or different genetic bases (Arendt et al 2007, Khatri et al 2009, Ralph et al 2010). This process so-called convergent evolution has often been revealed in different species (e.g. Corcoran et al 2014, Rowe et al 2014, Spaeth et al 2009, Boughman et al 2005) and more rarely between geographically distant populations of the same species (also called parallel evolution but see Arendt et al 2007, Hoekstra et al 2006, Ostbye et al 2006, Waple et al 2004, Pascoal et al 2014). However, theoretical studies suggest that convergent evolution could occur between close populations when low gene flows limit the spreading of successful genotypes (Ralph et al 2010). Local convergent evolution could be revealed using cross-breedings only if similar phenotypes present different genetic bases. Landscape fragmentation is then particularly relevant to study convergent evolution at local scale because populations with different genetic background have to adapt to the same fragmentation selective pressure. Movement

traits, such as personality traits, are pertinent to study in this context as they are under polygenic regulation and are known to vary according to fragmentation (Bokony et al 2012).

In the present paper, we explored the evolution of the exploratory behaviour in an anuran amphibian, the common toad (*Bufo bufo*). Many amphibian species are sensitive to landscape fragmentation as they need to move through the matrix to complete their life cycle (i.e. habitat complementation; Becker et al 2007). We expect an increase of movements as soon as landscape fragmentation impacts the connectivity between the breeding pond and the terrestrial habitat. Our last study revealed that landscape fragmentation influence behavioural types of common toad juveniles, suggesting modification in exploratory behaviour via maternal effects or genetic determinism (Janin et al 2012a). The aims of the present study are (i) to investigate the influence of landscape fragmentation on juvenile exploratory behaviour and (ii) to test the existence of convergent evolution between closely located populations. To do so, we performed intra-population breedings with populations from fragmented and continuous landscape and realised inter-population cross-breedings with close and distant populations from fragmented landscapes (Figure 24). Offspring were reared in common-garden until the experimental measure of juvenile exploratory behaviour. Juveniles from fragmented landscape are expected to explore more than juveniles from continuous ones (intra-population breedings comparison; aim 1). As genetic differentiation should be low between close populations, we do not expect convergent evolution at this scale: hybrid from close cross-breedings should explore as much as juveniles from intra-population breedings. However, we expect convergent evolution to occur at the larger scale: hybrids from distant cross-breedings should explore less than juveniles from intra-population breedings (aim 2).

Material and methods

Studied populations

We selected 4 and 12 *B. bufo* populations in continuous and fragmented landscape in the Rhone-Alpes region (France), respectively. The landscape status was defined according to a classical fragmentation index (the relationship between habitat patch area and

perimeter; Calabrese et al 2004; F_1 , $15 = 78.3$, $p < 0.01$ with $n=12$ and $n=4$ for fragmented and continuous landscape respectively) within 500 m around the pond. We focused on landscape within 500 m because toad behaviour and physiology are influenced by habitat characteristics at this scale (Janin et al 2009, Janin et al 2012b).

The twelve fragmented populations formed four groups of three populations (hereafter called replica; Figure 24, Figure 25). Each replica was composed of a focal pond, a close pond (2-5 km from the focal pond) and a distant pond (10-20 km from the focal pond, Figure 24). In Scribner et al 2001, genetic structuration roughly started at 2 km in common toad. Gene flows were thus supposed to be higher between focal and close ponds and to be lower between focal and distant ponds. The four replicas were spatially distributed along different directions to avoid alignment with environmental gradients (Figure 25).

Genetic analysis

To investigate the genetic structuration of populations, we performed buccal swabs on 12-27 adults per population (for sample size, see Table 14; method according to Pidancier et al, 2003 and Broquet et al, 2007). Nine polymorphic microsatellite loci were genotyped (Bbufm11, Bbufm13, Bbufm15, Bbufm24, Bbufm39, Bbufm47, Bbufm54, Bbufm62 and Bbufm65; Brede et al 2001), and results were controlled by a secondary genotyping run on 32 randomly selected individuals. The presence of null alleles, stuttering and allelic dropouts was checked using MICRO-CHECKER 2.2.3 (Van Oosterhout et al 2004) and no evidence of such genotyping errors was revealed. Bbufm11 and Bbufm62 markers were however subsequently removed from the data set due to deviation from Hardy-Weinberg equilibrium in all populations and linkage disequilibrium with other loci, respectively. FSTAT 2.9.3 (Goudet, 2001) was used to compute expected and observed heterozygosity, allelic richness, F_{ST} s (according to Weir et al 1984) and to test for linkage disequilibrium between pairs of loci, and departures from Hardy-Weinberg at all loci.

We used mean inter-individual Bray-Curtis (hereafter BC) dissimilarity measure, a powerful method to detect recent genetic pattern (Prunier et al 2013). Inter-individual pairwise BC measures were first computed between all individuals from two distinct populations according to Cushman et al (2006). The mean dissimilarity was then kept as the BC dissimilarity measure between those two populations. Mean inter-individual

BC measures were then used in linear mixed models in order to check for genetic differentiation between populations from fragmented and continuous landscapes, and between the three populations of each replica.

Breeding design and tadpole rearing

In March 2010, we collected ten females in each focal population in fragmented landscapes (populations 1, 2, 3, 4; [Figure 25](#)) and in each populations in continuous landscape; males were collected in all 16 populations. Females from continuous landscape mated with males from the same population to obtain intra-population offspring (i.e. intra-population breeding). Females from fragmented landscapes mated consecutively with three different males originating from (i) the focal population (focal*focal: intra-population breeding), (ii) the close population (focal*close: close cross-breeding) and (ii) the distant population (focal*distant: distant cross-breeding) of the same replica. Males were presented to the female in random order to avoid bias due to ovule quality. Toads mated in 10 L tanks, in laboratory standardized conditions and amplexus were split manually. 35 tadpoles per clutch were reared in aerated 10 L tanks at constant temperature (17°C) and constant photoperiod (12:12) until metamorphosis (c.a. 70 days). The water was renewed weekly and tadpoles were fed ad libitum using a mixture of spirulina, spinach and young fish food.

Intra-population breedings allowed us to test the influence of landscape fragmentation on juvenile exploratory behaviour. The comparisons between intra- and inter-population cross-breedings from fragmented landscapes enabled us to test the existence of convergent evolution (Hawley et al 2006).

Behavioural experiments

Juveniles exploratory behaviour was tested at night, in controlled conditions (17°C, dim red light), within 3 days after metamorphosis. The experimental device was a decagonal arena with a central ring of moistened patches ([Figure 26](#)). This device was similar to the one used by Janin et al (2012a) but with a larger ring of patches (i.e. 2/3 of the total area).

Juveniles were put in the central part of the device and released 5 min later. Juvenile position and activity were recorded during 30 minutes with JWatcher 1.0. The observer

was hidden to not disturb experiments and was unaware of the juvenile identity. Juveniles were weighted at the end of the experiment.

Juvenile exploratory behaviour was summarized by two variables: the total time spent in movement (hereafter total activity time) and the activity time in the ring of patches related to the total time spent in patches (hereafter habitat activity time). The number of explored patches was also recorded but no significant effect was revealed (Table 20, Table 21).

Statistical analysis

The influence of landscape fragmentation and the determinism of juvenile exploratory behaviour (total activity time and habitat activity time) were analysed using linear mixed models (PROC MIXED, SAS 9.3) with restricted maximum likelihood estimation and Kenward and Roger's approximation for degrees of freedom (PROC MIXED, SAS 9.3). In all mixed models, juvenile body weight was included as a covariate and both female population and female identity (nested within female population) were considered as random effects. To determine the influence of landscape fragmentation on the exploratory behaviour, we used landscape status as a fixed effect. We used breeding types (intra-population breedings, close and distant cross-breedings) as a fixed effect when investigating the exploratory behaviour determinism. We added the male identity as a third random effect in these analyses.

The total activity time and the habitat activity time were centred and standardized before analysis in order to facilitate the interpretation of regression coefficients (Schielzeth 2010). Time (t) proportional variables were also normalised by $\arcsin(\sqrt{t})$ to stabilize the variance (Mosteller et al 2006). Differences among breeding types were analysed using the contrast method which enables to compare treatments by computing linear combinations of variables whose coefficients add up to zero (Casella 2008). When interactions with the weight covariate were significant, we performed slice tests (i.e. analysis of the effects within each weight quantile Q1, median, Q3). In cross-breedings analyses, the female population random effect could not be estimated for the habitat activity (i.e. null or negative variance); we then removed this effect from the model.

Results

Genetic analyses

Levels of expected heterozygosity within populations ranged from 0.75 to 0.81, allelic richness from 5.84 to 7.02, and FIS from -0.004 to 0.148 (Table 14). Population pairwise F_{ST} ranged from -0.007 to 0.049; and 43 out of 120 F_{ST} were significantly different from zero (Supplementary Table 17).

Bray-Curtis dissimilarity analyses revealed genetic differentiation between populations from fragmented and continuous landscapes ($F_{1,6} = 14.18$, $p < 0.01$) and among populations in each replica ($F_{1,10} = 5.40$, $p = 0.04$). This confirmed that the genetic distance between mates increased when performing close and distant cross-breedings.

Influence of landscape fragmentation on juveniles exploratory behaviour

The exploratory behaviour was significantly affected by juvenile weights: heavier juveniles explored more (Table 15). But juvenile weight was not affected by landscape fragmentation ($F_{1,75.2} = 0.82$, $p = 0.37$). Landscape fragmentation affected juvenile exploration in moist areas of the device (i.e. habitat activity time) and the effect depended on their weight (significant interaction; Table 15; Figure 27). Heavier juveniles from fragmented landscapes were more active in moist areas of the device (i.e. highly mobile phenotype) than juveniles from continuous ones (Q2: $F_{1,9.17} = 4.44$, $p = 0.06$; Q3: $F_{1,11.7} = 9.43$, $p = 0.01$; see Table 18 for complete results of the contrast analyses on weight quantiles). Such effect was however not significant for the total activity (Q3: $F_{1,8.44} = 2.41$, $p = 0.16$; Table 18).

Convergent evolution of the highly mobile phenotype

As previously, the exploratory behaviour was significantly affected by juvenile weight: heavier juveniles explored more (Table 16). Juveniles from intra-population breedings and cross-breedings had similar weights in fragmented landscapes ($F_{2,66} = 0.48$, $p = 0.62$).

We showed that exploration (i.e. total and habitat activity time) was significantly influenced by the genetic distance between mates depending on juvenile weight (significant

or marginally significant interaction; Table 16, Figure 27. The exploration time decreased with the increasing genetic distance between mates (Figure 27). The total activity time was significantly different between focal*focal and focal*distant breedings for heaviest juveniles (contrast method at Q3: $F_{1,59.5} = 6.9$, $p = 0.01$, Table 22). The habitat activity time was significantly different between focal*focal and focal*close breedings for heaviest juveniles (contrast method at Q3: $F_{1,51.7} = 4.9$, $p < 0.03$; Table 22), and between focal*focal and focal*distant breedings for heavy juveniles (contrast method at Q2: $F_{1,48.6} = 7.97$, $p = 0.01$; Q3: $F_{1,50} = 21.86$, $p < 0.01$, Table 22).

Discussion

Landscape fragmentation is a global selective pressure which impacts the demography, the genetic structuration and the evolutionary trajectory of populations. In the present paper we reveal that (i) juveniles from fragmented landscapes explored more (i.e. highly mobile phenotype hereafter HM phenotype) than juveniles from continuous ones, especially in moist areas. (ii) Juveniles born from close (i.e. focal*close) and distant (i.e. focal*distant) cross-breedings did not express the HM phenotype even though crossed populations were all located in fragmented landscapes. These results confirm and complement our recent work (Janin et al 2012a) and shed new light on the mechanisms underlying the evolution of movement traits in fragmented landscape. In particular, our results strongly suggest that the HM phenotype expressed in fragmented landscape results from convergent evolution at a local scale.

Convergent evolution of the highly mobile phenotype

When considering dispersal movement, landscape fragmentation selects for either the highly or the lowly mobile phenotype depending on landscape graininess (Baguette et al 2007, Poethke et al 2003, Bowler et al 2005, Van Dyck et al 1999). However, an increase of mobility appears to be the only adaptive phenotype when considering habitat complementation in fragmented landscapes (Taylor et al 1995, Janin et al 2012a). Amphibian juveniles indeed need to cross the terrestrial matrix to achieve their life cycle when the breeding site is disconnected from the terrestrial habitat. Our previous study on *B. bufo* suggests that landscape fragmentation influence juvenile exploratory behaviour (Janin et al 2012a). Juveniles from non-fragmented landscape indeed tended to

cross habitat patches or to explore them, whereas juveniles from fragmented landscapes tended to associate both behaviours (Janin et al 2012a). The present study, which investigates different populations, confirms and complements our previous results on *B. bufo* behavioural response to landscape fragmentation. Here, we confirm that juveniles from fragmented landscapes explore significantly more, especially heavier juveniles in moist areas. Body weight reflects energetic resources and water content and is thus expected to impact the physiological and psychological state (i.e. the internal state; Nathan et al 2008, Wardziak et al 2013), which could explain the influence of the weight on the exploratory behaviour (i.e. total activity time and habitat activity time).

The exploratory behaviour is usually described as personality traits (Réale et al 2007, Dingemanse et al 2003, Brodin et al 2013). Several lines of evidence suggest that the HM phenotype observed in our study is a personality trait. First, the HM phenotype was expressed by all individuals in fragmented landscape. Such behavioural consistency within and between populations is difficult to explain without invoking a personality trait under selective pressures (see Sih et al 2004). Second, the HM phenotype was somewhat repeatable at the family level (estimated as a random effect in our analyses). Unfortunately our design (only two toadlets per breeding pair) and the effect of the body weight (i.e. adjustment covariate) cannot allow us to quantify it more precisely. Third, a complementary study performed at the larval stage (unpublished data) also revealed an increase of mobility with landscape fragmentation. These results are consistent with the literature: in lake frogs, individual activity and exploration is correlated across life-stages (i.e. larvae and juveniles, Wilson et al 2012). The HM phenotype therefore seems to constitute a persistent phenotype influencing the motivation to move in various contexts (Cote et al 2010, Sih et al 2012).

Our results reveal that juveniles from fragmented landscapes were more mobile in moist areas of the device (i.e. habitat activity time). This preferential activity in moist areas could be adaptive during long distance movements in fragmented landscapes. The use of micro-habitats is indeed a key factor in amphibian survival (Rittenhouse et al 2008) and some studies indicate that amphibians are able to choose favourable conditions when different micro-habitats are available (Patrick et al 2006, Rittenhouse et al 2006). The HM phenotype could, for example, favour the use of natural hedges and limit dehydration risks when crossing the matrix. The existence of the HM phenotype in fragmented landscape

could then be explained by its potential effect on dispersal. Several studies indeed revealed that isolated populations are composed of more mobile individuals than connected ones (Brodin et al 2013, Hanski et al 2004). Hanski et al (2004) explained this mobility pattern thanks to a founder effect: isolated populations are more likely colonised by good dispersers and are then composed of particularly mobile individuals (i.e. dispersal syndrome, Clobert et al 2009, Ronce et al 2012). Such founder effect is possible in our study as the breeding pond was systematically disconnected from the forest habitat in fragmented landscapes. Juvenile selective mobility (i.e. HM phenotype) observed in our study could therefore be part of a dispersal syndrome adaptive in fragmented landscape. Finally, the thorough exploration of habitat patches could also enable juveniles to optimize patch exploitation (e.g. food and shelter encounter) in daily movements and limit risky and unnecessary movements into the matrix. Several studies indeed reveal that individuals from fragmented landscape avoid crossing habitat edges (e.g. Baguette et al 2003, Schtickzelle et al 2003, Merckx et al 2003). This meticulous patch exploration strategy could consequently complement previously known matrix avoidance strategies. The HM phenotype thus seems adaptive for daily movements, migration and dispersal. Further experiments are however necessary to determine the selective advantages associated with the HM phenotype in the wild.

As other movement traits, the HM phenotype can result from phenotypic plasticity, maternal effect and/or genetic regulation (Clobert et al 2004). Few studies investigate the determinism of behavioural response to landscape fragmentation (Merckx et al 2003, Jonsen 2000, Janin et al 2012a) and, to our knowledge, only a few provide evidence of genetic regulation (Niitepõld et al 2009, Hanski et al 2004). As we used a common garden experiment, observed behavioural changes cannot be explained by phenotypic plasticity. Although we cannot exclude a maternal effect, the HM phenotype has strong genetic bases. Cross-bred offspring (close and distant cross-breedings) indeed did not express the HM phenotype: the exploratory behaviour decreased with the genetic distance between mates.

Local outbreeding depression suggests convergent evolution of the highly mobile phenotype

The negative effect of outcrossing on fitness-related features is usually attributed to the breakup of favourable genetic interactions (i.e. outbreeding depression, Lynch 1991). Outbreeding depression occurs when fitness-related traits have different genetic bases because they have evolved independently in response to local adaptation (i.e. divergent selective pressures select for adaptive divergences) or simple genetic isolation (Lynch 1991). Outbreeding depression is therefore expected when crossing distant populations. Our results are in accordance with this expectation. Cross-breedings realised in fragmented landscapes indeed revealed outbreeding depression induced by genetic isolation: juveniles born from distant (i.e. focal*distant) cross-breedings did not express the HM phenotype. Such results cannot be explained by the heterosis effect expected when crossing inbred populations (Luquet et al 2011). Inbreeding was indeed low in studied populations (non-significant F_{is}); and, contrary to what is expected in case of heterosis, juvenile exploration and body weight declined with cross-breedings (Table 22).

Puzzlingly, we also found local outbreeding depression as close cross-breedings also impacted juvenile exploration. Juveniles born from close (i.e. focal*close) cross-breedings did not express the HM phenotype. Gene flow is often considered as a homogenising force hampering adaptations at small spatial scales (Slatkin 1987, Kinnison et al 2001, Lenormand 2002). However, recent studies revealed that close populations can evolve independently from each other when local selective pressures diverge (i.e. isolation by adaptation; Ricther-Boix et al 2013, Orsini et al 2013, Garant et al 2007, Sexton et al 2013). Our results provide the first evidence that close populations can evolve independently from each other under a global selective pressure (i.e. landscape fragmentation). Theoretical studies predicted that low gene flows were sufficient to promote local and independent evolutionary events (Khatri et al 2009, Ralph et al 2010). Our results reveal that landscape fragmentation indeed seems to favour such events. Genetic analyses however revealed that gene flows occurred between focal and close populations. This suggests that gene flows were not sufficient to prevent close populations independent evolution.

As close populations evolved independently from each other, it strongly suggests that the HM phenotype arose several times independently. Moreover, the only variable

disturbed by close cross-breeding was the exploratory behaviour. The number of explored patches, the weight and the total activity time indeed remained unaffected. This suggests that close cross-breeding has disturbed genetic bases directly involved in the HM phenotype and that other favourable genetic interactions remained unaltered by close cross-breeding. Cross-breeding results can be easily explained by simple genetic bases if the HM phenotype relies on recessive mutations. Our results suggest that multiple adaptive genotypes coding for the HM phenotype were independently selected in different populations in response to a global selective pressure. Convergent evolution has been revealed between different species (e.g. Corcoran et al 2014, Rowe et al 2014, Spaeth et al 2009, Boughman et al 2005) and geographically distant populations of the same species (also called parallel evolution but see Arendt et al 2007; Hoekstra et al 2006, Ostbye et al 2006, Waple et al 2004, Pascoal et al 2014). To our knowledge, our study is the first evidence that convergent evolution could also occur within the species at local scale. Further studies identifying and sequencing loci involved in the studied phenotype would be valuable to better understand the influence of landscape fragmentation on evolutionary events.

Acknowledgments

This research was supported by the CG Isère 2010-2012. The authors declare that they have no competing financial interests.

| Landscape | Cross-breeding | Populations | N | Microsatellite genotyping | | |
|------------|----------------|-------------|----|---------------------------|---------------|--------------|
| | | | | HE (s.e.) | AR (s.e.) | Fis |
| Continuous | | NF1 | 27 | 0.806 (0.031) | 6.820 (0.673) | 0.109 |
| | | NF2 | 24 | 0.796 (0.032) | 6.057 (0.581) | 0.079 |
| | | NF3 | 24 | 0.779 (0.044) | 6.149 (0.803) | 0.148 |
| | | NF4 | 25 | 0.811 (0.027) | 6.23 (0.783) | 0.109 |
| Fragmented | Focal | 1 | 26 | 0.756 (0.071) | 6.276 (0.922) | 0.058 |
| | | 2 | 25 | 0.759 (0.053) | 5.995 (0.852) | 0.011 |
| | | 3 | 26 | 0.768 (0.051) | 6.04 (0.746) | 0.020 |
| | | 4 | 25 | 0.797 (0.046) | 6.494 (0.891) | 0.011 |
| | Close | 1c | 13 | 0.759 (0.053) | 6.387 (0.985) | 0.030 |
| | | 2c | 15 | 0.804 (0.029) | 6.596 (0.562) | 0.021 |
| | | 3c | 15 | 0.804 (0.035) | 6.636 (0.697) | -0.004 |
| | | 4c | 12 | 0.810 (0.036) | 6.59 (0.895) | 0.065 |
| | Distant | 1d | 15 | 0.755 (0.052) | 5.839 (0.986) | 0.021 |
| | | 2d | 13 | 0.812 (0.036) | 6.514 (0.78) | 0.012 |
| | | 3d | 13 | 0.798 (0.021) | 7.023 (0.493) | 0.056 |
| | | 4d | 12 | 0.796 (0.026) | 6.476 (0.686) | 0.058 |

Table 14 – Genetic properties of studied populations.
Abbreviations: N (sample size), HE (gene diversity), AR (allelic richness), s.e. (Standard error). Significant Fis are in bold.

| Response variable | Total activity | | Habitat activity | |
|--------------------|----------------------|------------------|----------------------|------------------|
| | <i>F</i> | <i>p</i> | <i>F</i> | <i>p</i> |
| Landscape | $F_{1,6.55} = 0.97$ | 0.36 | $F_{1,9.02} = 6.24$ | 0.03 |
| Weight | $F_{1,91.4} = 26.07$ | < 0.01 | $F_{1,88.6} = 30.86$ | < 0.01 |
| Landscape * Weight | $F_{1,91.4} = 3.87$ | 0.05 | $F_{1,88.6} = 5.43$ | 0.02 |

Table 15 – Influence of landscape fragmentation (controlled with juvenile weight) on juvenile exploratory behaviour.

Standardised behavioural variables were analysed alone. Non-significant interaction terms were removed from the model to estimate simple terms' characteristics. Activity variables correspond to the activity time spent in a sector related to the total time spent in this sector.

| Response variable | Total activity | | Habitat activity | |
|-------------------|---------------------|------------------|---------------------|------------------|
| | <i>F</i> | <i>p</i> | <i>F</i> | <i>p</i> |
| Genetic distance | $F_{2,46.2} = 2.99$ | 0.06 | $F_{2,43.7} = 8.75$ | < 0.01 |
| Weight | $F_{1,134} = 29.24$ | < 0.01 | $F_{1,103} = 46.5$ | < 0.01 |
| Distance * Weight | $F_{2,96.9} = 2.68$ | 0.07 | $F_{2,85.9} = 3.51$ | 0.03 |

Table 16 – Influence of the genetic distances between populations on juvenile exploratory behaviour. The genetic distance refers to an ordered class of genetic distances: intra population breedings, inter-populations cross-breedings with a mate from a close and a distant population.

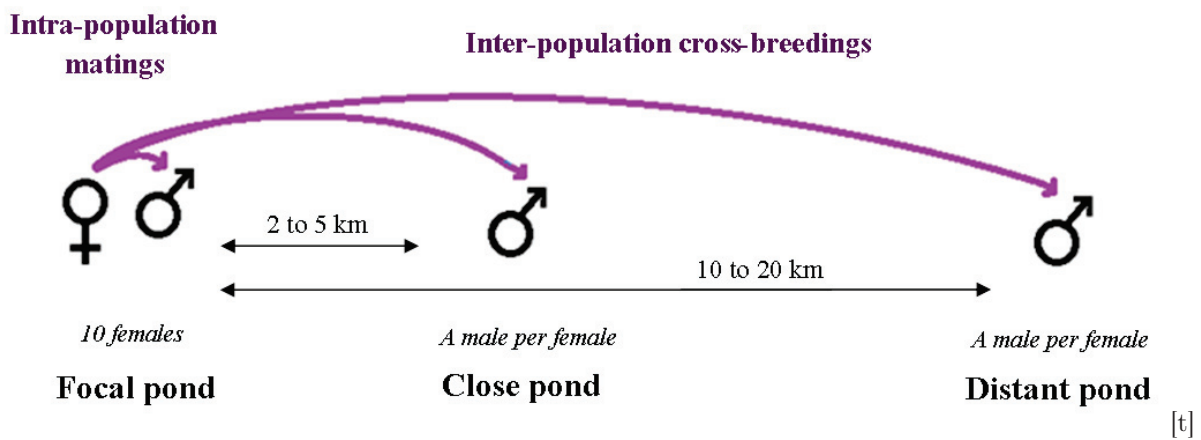


Figure 24 – Structuration of a replica for cross-breeding protocol in fragmented landscapes. Intra-population breedings are realised in the focal pond only. Each female originating from this focal pond is also mated with a male originating from the close pond and a male from the distant pond of the same replica. Cross-breedings were realised in fragmented landscape only and four replica were made.

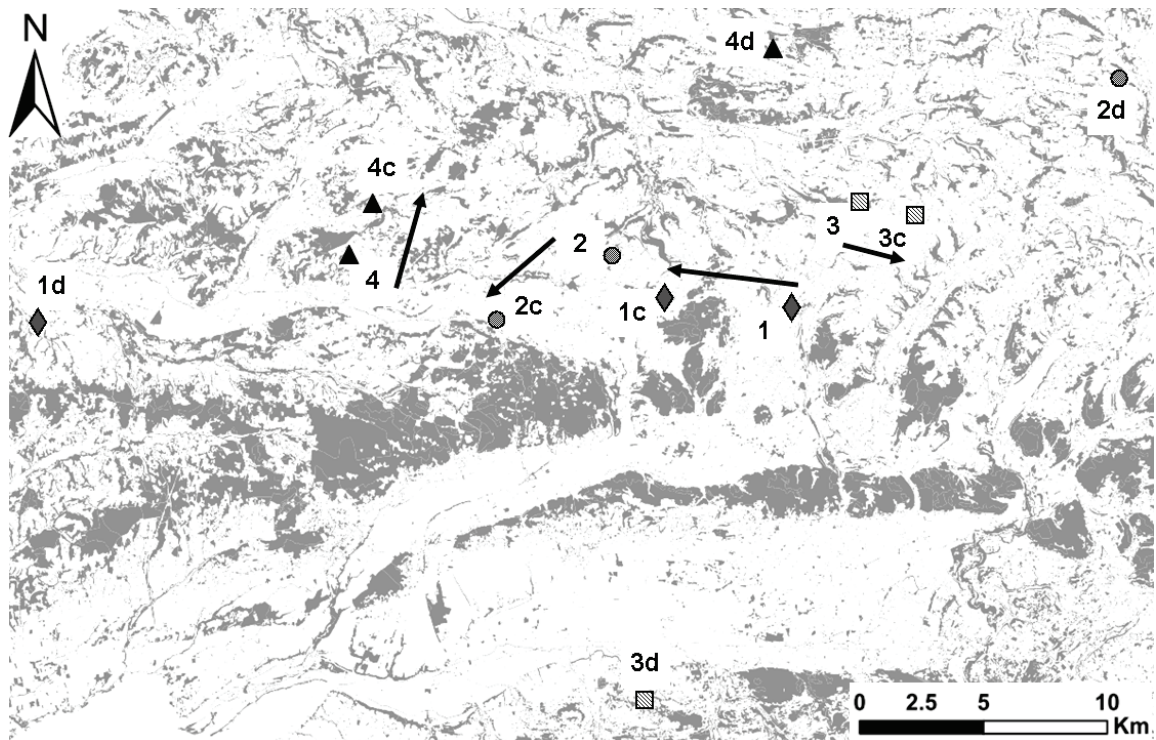


Figure 25 – Localizations of the studied populations in fragmented landscapes. Each replica is symbolized by a dot shape (diamond, circle, square and triangle) and a number. The focal population of the replica is represented by a number alone, whereas the close and distant populations are symbolized by the letters “c” and “d” respectively. Arrows drawn between the focal and the close populations highlight that replicas were chosen in order to prevent confounding effects related to environmental gradients.

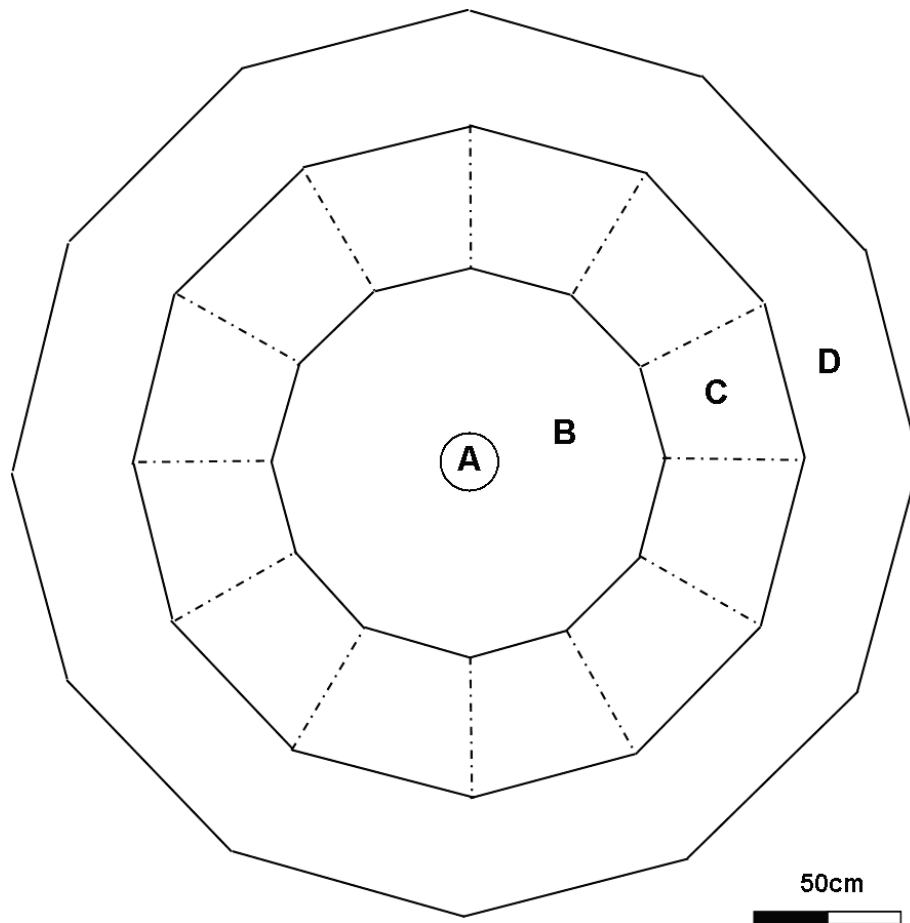


Figure 26 – Experimental device used to test juvenile exploratory behaviour.
(A) Release area (B) dry central part, (C) central ring of moist patches, (D) dry external part of the device. Dashed lines represent patch delimitations.

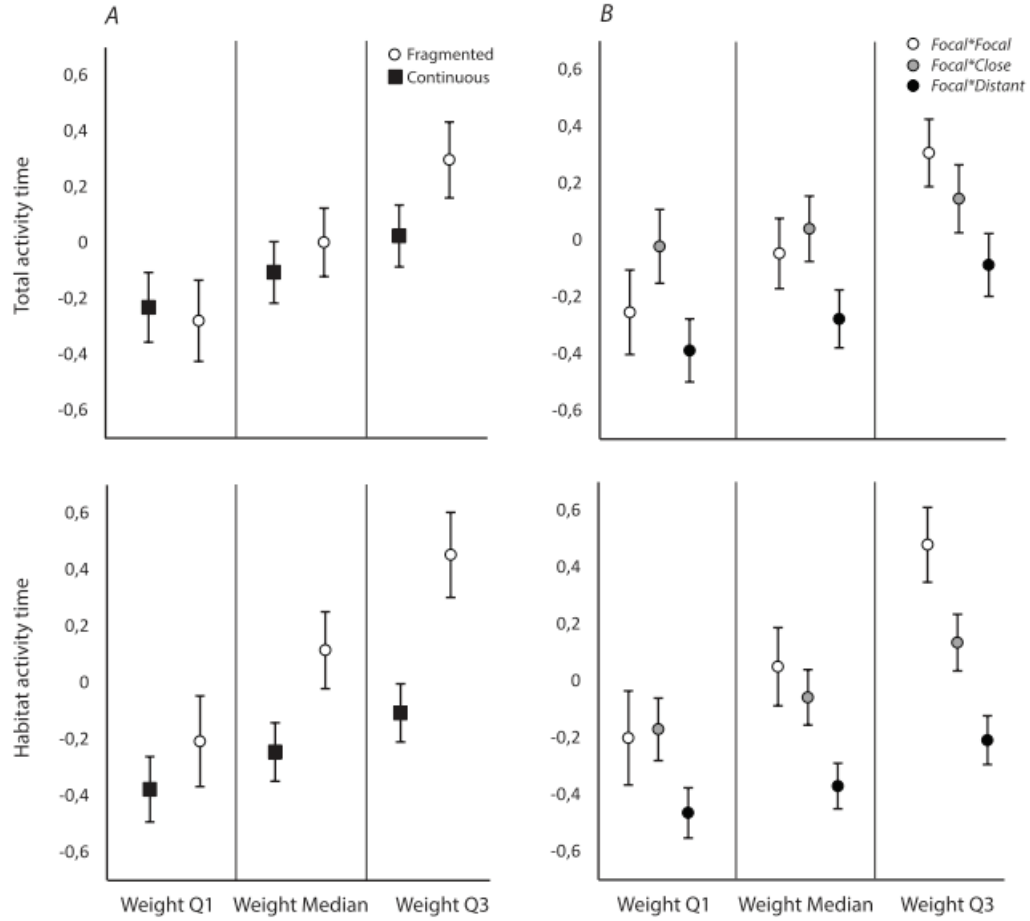


Figure 27 – Estimates (\pm s.e.) from mixed model analyses of the effect of landscape fragmentation (A) and the effect of the genetic distance between mates (B).

Vertical lines separates data obtained from different weight quantiles and differential fillings symbolize landscape status and genetic distances. In (A), fragmented and continuous landscape are presented by white and black colour fill, respectively. Variables describing the exploratory behaviour are presented by different graphics. Analyses were run on 161 juveniles ($n = 81$ and $n = 80$ from fragmented and continuous landscapes respectively). In (B), intra-population breedings (F), close (Fc) and distant (Fd) cross-breedings are identified by white, grey and black colour fill, respectively. Analyses were run on 232 juveniles from fragmented populations born from 39 females ($n = 80$, $n = 77$ and $n = 75$ for intra-population breedings, close and distant inter-population cross-breedings respectively).

| | 1 | 1c | 1d | 2 | 2c | 2d | 3 | 3c | 3d | 4 | 4c | 4d | NF1 | NF2 | NF3 | NF4 |
|------------|----|-------|--------------|-------|-------|--------------|--------------|-------|--------------|--------------|--------------|-------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| 1 | 0 | 0,001 | 0,034 | 0,017 | 0,024 | 0,027 | 0,014 | 0,022 | 0,020 | 0,025 | 0,049 | 0,023 | 0,018 | 0,040 | 0,026 | 0,045 |
| 1c | 6 | 0 | 0,030 | 0,004 | 0,020 | 0,030 | 0,009 | 0,014 | 0,024 | 0,024 | 0,039 | 0,003 | 0,012 | 0,024 | 0,025 | 0,034 |
| 1d | 37 | 30 | 0 | 0,033 | 0,027 | 0,043 | 0,012 | 0,019 | 0,036 | 0,015 | 0,028 | 0,016 | 0,014 | 0,035 | 0,007 | 0,006 |
| 2 | 9 | 3 | 28 | 0 | 0,034 | 0,049 | 0,028 | 0,016 | 0,041 | 0,011 | 0,040 | 0,020 | 0,024 | 0,038 | 0,031 | 0,040 |
| 2c | 13 | 7 | 24 | 4 | 0 | 0,042 | 0,025 | 0,028 | 0,025 | 0,015 | 0,033 | 0,008 | 0,014 | 0,015 | 0,027 | 0,020 |
| 2d | 16 | 21 | 50 | 23 | 27 | 0 | 0,023 | 0,021 | 0,018 | 0,033 | 0,003 | 0,029 | 0,024 | 0,042 | 0,019 | 0,033 |
| 3 | 6 | 10 | 40 | 13 | 17 | 10 | 0 | 0,010 | 0,010 | 0,008 | 0,034 | 0,001 | 0,002 | 0,028 | 0,018 | 0,026 |
| 3c | 7 | 12 | 43 | 15 | 19 | 9 | 3 | 0 | 0,018 | 0,014 | 0,038 | 0,016 | 0,006 | 0,038 | 0,011 | 0,017 |
| 3d | 21 | 20 | 35 | 21 | 20 | 36 | 27 | 27 | 0 | 0,020 | 0,031 | 0,014 | 0,006 | 0,032 | 0,022 | 0,041 |
| 4 | 20 | 13 | 17 | 11 | 7 | 33 | 23 | 25 | 25 | 0 | 0,014 | 0,001 | 0,004 | 0,015 | 0,018 | 0,016 |
| 4c | 20 | 14 | 18 | 11 | 32 | 8 | 23 | 25 | 27 | 2 | 0 | 0,008 | 0,012 | 0,018 | 0,035 | 0,031 |
| 4d | 12 | 15 | 42 | 16 | 21 | 8 | 7 | 8 | 33 | 25 | 25 | 0 | 0,006 | 0,006 | 0,022 | 0,015 |
| NF1 | 19 | 21 | 41 | 22 | 23 | 32 | 24 | 24 | 8 | 29 | 30 | 31 | 0,000 | 0,017 | 0,014 | 0,027 |
| NF2 | 13 | 10 | 30 | 11 | 10 | 28 | 18 | 19 | 10 | 16 | 18 | 24 | 13 | 0 | 0,042 | 0,036 |
| NF3 | 39 | 33 | 3 | 31 | 26 | 53 | 43 | 45 | 36 | 20 | 21 | 45 | 43 | 32 | 0 | 0,010 |
| NF4 | 37 | 31 | 4 | 29 | 24 | 51 | 41 | 44 | 33 | 19 | 19 | 44 | 40 | 29 | 3 | 0,000 |

Table 17 – Populations pairwise Fst and geographic pairwise distances.

Geographic distances are presented in the upper right corner of the matrix and are in km. Pairwise Fst are in the lower left corner of the matrix, bold numbers characterize significant Fst values.

| | Total activity | | Ring activity | |
|------------------------|----------------|----------|----------------|-------------|
| | <i>F</i> | <i>p</i> | <i>F</i> | <i>p</i> |
| Landscape at Q1 | F1,11.7 = 0.06 | 0.80 | F1,15.3 = 0.74 | 0.40 |
| Landscape at Q2 | F1,6.72 = 0.43 | 0.53 | F1,9.17 = 4.44 | 0.06 |
| Landscape at Q3 | F1,8.44 = 2.41 | 0.16 | F1,11.7 = 9.43 | 0.01 |

Table 18 – Slice tests performed on the effect of landscape fragmentation on juvenile exploratory behaviour performed at the 1st, 2nd and 3rd weight quantiles.

F values are presented as Fddl number, res.

| Contrast | | <i>F</i> | <i>p-value</i> |
|--------------|--------------------------|----------------|----------------|
| focal | close and distant | F1,81.5 = 0.90 | 0.3449 |
| | close | F1,64.5 = 0.41 | 0.5221 |
| | distant | F1,65.1 = 0.89 | 0.3483 |

Table 19 – Slice test analysis on the effect of the genetic distance between mates on toadlets weight. The contrast column indicates the type of populations compared in the analysis.

| Response variable | <i>F</i> | <i>p-value</i> |
|---------------------------|------------------|----------------|
| Landscape | F1, 62.63 = 0.53 | 0,4692 |
| Weight | F1, 126.2 = 7.89 | 0,0058 |
| Landscape * Weight | F1, 118.3 = 1.46 | 0,2289 |

Table 20 – Influence of landscape fragmentation on the number of patch explored by juveniles

| Response variable | <i>F</i> | <i>p-value</i> |
|--------------------------|----------------|----------------|
| Genetic distance | F1, 205 = 2,81 | 0,10 |
| Weight | F1, 205 = 8,25 | < 0,01 |
| Distance * Weight | F1, 205 = 3,5 | 0,06 |

Table 21 – Influence of the genetic distance between mates on the number of patch explored by juveniles

| Weight quantiles | Contrasts | | Total activity | | Ring activity | |
|------------------|--------------|----------------|----------------|-------------|----------------|------------------|
| | | | <i>F</i> | <i>p</i> | <i>F</i> | <i>p</i> |
| Q1 | focal | distant | F1,63.7 = 0.59 | 0.45 | F1,54.6 = 2.18 | 0.15 |
| | focal | close | F1,59.1 = 1.51 | 0.22 | F1,61.9 = 0.03 | 0.87 |
| | close | distant | F1,55.1 = 5.25 | 0.03 | F1,45.9 = 5.15 | 0.03 |
| Median | focal | distant | F1,55.2 = 2.44 | 0.12 | F1,48.6 = 7.97 | 0.01 |
| | focal | close | F1,47 = 0.3 | 0.58 | F1,53.1 = 0.46 | 0.50 |
| | close | distant | F1,47.3 = 5.07 | 0.03 | F1,38.2 = 7.61 | 0.01 |
| Q3 | focal | distant | F1,59.5 = 6.9 | 0.01 | F1,50 = 21.86 | < 0.01 |
| | focal | close | F1,45.8 = 1.05 | 0.31 | F1,51.7 = 4.9 | 0.03 |
| | close | distant | F1,49.8 = 2.4 | 0.13 | F1,38.2 = 8.4 | 0.01 |

Table 22 – Slice tests analysis on the effect of the genetic distance between mates on juvenile exploratory behaviour performed at the 1st, 2nd and 3rd weight quantiles.

The contrast column indicates the type of breedings compared in the contrast analysis: “focal” refers to intra-population breedings done in the focal population of each replica in fragmented landscapes, “close” refers to inter-population cross-breedings done with the close population, and “distant” refers to inter-population cross-breedings realised with the distant population. *F* values are presented as *F*_{ddl, res.}

Quatrième partie

Discussion

0.1 Synthèse

1968 Etude de l'orientation vectorielle sélectionnée en paysage fragmenté

- 1969 1. Les juvéniles s'orientent en utilisant le champ magnétique terrestre. L'inversion locale
1970 de celui-ci entraîne une inversion de la direction de migration.
- 1971 2. L'orientation vectorielle semble reposer sur un déterminisme génétique biparental
1972 simple. Un modèle à un ou deux gènes présentant respectivement 8 ou 4 allèles
1973 permet d'expliquer les résultats des croisements entre populations présentant des
1974 orientations différentes.
- 1975 3. L'orientation vectorielle peut évoluer rapidement : apparition moins de deux
1976 générations après la colonisation d'un nouveau site de reproduction.
- 1977 4. Les modélisations effectuées indiquent que le scénario de colonisation aléatoire a
1978 une probabilité très faible de permettre une évolution aussi rapide. Un scénario de
1979 colonisation orientée est ainsi proposé.

1980 Evolution du comportement exploratoire en paysage fragmenté

- 1981 1. Les juvéniles originaires de paysages fragmentés explorent plus que les autres dans
1982 les zones humides. Ce comportement semble être adaptatif puisqu'il permettrait de
1983 limiter les risques de déshydratation dans le milieu naturel.
- 1984 2. Ce comportement ne semble pas être le résultat de dépression de consanguinité
1985 puisque celle-ci n'a pas été détectée dans les populations étudiées.
- 1986 3. Le comportement exploratoire est contrôlé, entre autre, par des facteurs génétiques.
1987 En effet, les juvéniles issus de croisements entre populations proches en paysage
1988 fragmenté n'expriment pas le phénotype normalement observé chez les juvéniles issus
1989 de croisements intra-populations.
- 1990 4. - Les croisements inter-populations révèlent de *l'outbreeding depression* à une faible
1991 échelle spatiale. Ils révèlent ainsi l'existence d'une structuration génétique locale en
1992 l'absence de pression de sélection divergente. Ces résultats peuvent être expliqués
1993 par un processus d'évolution convergente à très faible échelle spatiale.

0.2 Discussion

Le présent travail vient compléter les connaissances actuelles sur l'évolution des caractéristiques du mouvement en réponse à la fragmentation du paysage. Contrairement à la majorité de la littérature, il se place dans le cadre d'une stratégie de résistance (cf Encadré 4). En effet, l'article 1 se penche sur l'optimisation de la navigation en réponse à la fragmentation du paysage ([Partie II](#)) et l'article 2 révèle une augmentation de la mobilité en paysage fragmenté ([Partie III](#)). La sélection d'une stratégie de résistance chez les amphibiens est en accord avec les attendus du modèle intégratif présenté dans la [Figure 8](#). En effet, la complémentation d'habitat étant obligatoire pour achever le cycle de vie chez les amphibiens, les bénéfices associés à une augmentation de la mobilité et une optimisation des mouvements sont supérieurs aux coûts dès lors que la connectivité entre le site de reproduction et l'habitat forestier est impactée.

Ce travail vient compléter les nombreux exemples de la littérature présentant la fragmentation du paysage comme une pression de sélection sur les caractéristiques du mouvement. L'article 2 apporte cependant une composante supplémentaire puisqu'il démontre que les populations proches évoluent indépendamment les unes des autres en paysage fragmenté ([Partie III](#)). Ces résultats suggèrent que la fragmentation du paysage, en limitant les flux de gènes, favoriserait l'évolution convergente. D'un point de vue théorique, la simple limitation des flux géniques serait suffisante à l'apparition d'évolution convergente à une échelle locale (Khatri et al 2009, Ralph et al 2010). Nous avons ainsi avancé que la fragmentation du paysage favoriserait l'évolution convergente, ce qui est soutenu par nos résultats ([Partie III](#)). Il semble cependant nécessaire de démontrer que c'est bien la fragmentation du paysage qui implique que des populations proches évoluent indépendamment les unes des autres. Le crapaud commun étant un organisme particulièrement philopatrique, l'évolution indépendante de populations proches semble en effet possible (Reading et al 1991). Il serait ainsi intéressant de reproduire les croisements réalisés dans l'article 2 avec des populations provenant de paysages non fragmentés ([Partie III](#)).

Ce travail met en évidence l'évolution des capacités de navigation ([Partie II](#)) et de l'état interne ([Partie III](#)) en réponse à la fragmentation du paysage. Ces modifications semblent adaptatives dans le cadre dans lequel elles ont été étudiées : migration et

mouvements journaliers respectivement. Cependant, même si les caractéristiques du mouvement peuvent être plastiques au cours du temps, cette plasticité est limitée et implique l'existence de couplages (cf Encadré 2, Dingemanse et al 2009, Dingemanse et al 2012, Johnson et al 2007, Ellerby et al 2001, Nakazawa et al 2009, Sih et al 2003). Si des couplages existent, l'évolution de l'orientation vectorielle et du comportement exploratoire est susceptible d'affecter les mouvements dans d'autres contextes. La suite de cette section vise à discuter l'existence ainsi que les conséquences de tels couplages pour les caractéristiques du mouvement étudiées dans ce travail (i.e. orientation vectorielle et comportement exploratoire).

L'article 1 démontre que l'orientation vectorielle chez le crapaud commun repose sur le champ magnétique terrestre ([Partie II](#)). L'orientation vectorielle pourrait ainsi être liée à l'alignement magnétique : présence statistique d'un alignement préférentiel exprimé pendant les périodes de repos ou d'activité (i.e. alignement magnétique, Gould 2008, Begall et al 2013). Alors que l'alignement magnétique a été décrit chez les amphibiens (Phillips et al 2002, Schlegel 2007a, Schlegel et al 2007b) et dans de nombreux taxons, sa ou ses fonctions demeurent peu comprises (Gould 2008, Begall et al 2013). Il a notamment été avancé que l'alignement magnétique permettrait à l'organisme de minimiser sa dépense énergétique (i.e. position confortable, Begall et al 2013) et pourrait jouer un rôle dans les processus d'orientation (Schlegel 2008, Takebe et al 2012). L'alignement magnétique pourrait ainsi être le plus simple prérequis à l'orientation vectorielle. Si l'organisme est correctement orienté au début de sa migration, il peut atteindre l'habitat cible en gardant son cap tout au long de la traversée de la matrice. Cette hypothèse est appuyée par l'existence d'alignements magnétiques, différents entre individus, mais similaires dans les populations (Schlegel 2007b, Takebe et al 2012, Begall et al 2013). Cette variabilité de l'orientation de l'alignement magnétique rappelle la variabilité inter-individuelle et inter-populationnelle observée dans le cadre de l'orientation vectorielle ([Partie II](#)). Si l'alignement magnétique est le seul prérequis à l'évolution de l'orientation vectorielle, celle-ci pourrait être plus commune que ce que l'on pensait à l'origine. En effet, l'alignement magnétique étant très commun dans le monde animal (Begall et al 2013), l'orientation vectorielle pourrait évoluer dès que des juvéniles réalisent un mouvement, en l'absence d'individus expérimentés, vers une destination inconnue mais fixe par rapport au lieu de départ.

L'approche de modélisation présentée dans l'article 1 suggère que l'orientation vectorielle affecterait la dispersion favorisant ainsi l'évolution rapide de l'orientation vectorielle ([Partie II](#)). L'impact de l'orientation vectorielle sur la dispersion permettrait d'augmenter les chances qu'un individu colonise un site correspondant à son orientation vectorielle. De nombreuses études montrent que le phénotype des dispersants influence le lieu d'établissement : les dispersants s'établissent majoritairement dans des environnements où leur phénotype est adaptatif (review Edelaar et al 2008). Ce mécanisme, appelé dispersion non-aléatoire par Storz et al (2005), rejoint l'idée de la dispersion phénotype-dépendante de Clobert et al (2009) présentée dans l'introduction (cf [1.1.2](#)). La dispersion non-aléatoire peut être le résultat d'une phase de transition orientée préférentiellement dans une direction de l'espace (i.e. dispersion orientée , Spieth et al 1996, Spieth et al 1998, Spieth et al 2012, Brown et al 2014) ou d'un choix d'habitat lors de la phase d'établissement (Edelaar et al 2008, Nosil et al 2002, Garant et al 2005). La dispersion orientée a été mise en évidence chez le crapaud buffle et la piéride du choux (Spieth et al 1996, Spieth et al 1998, Spieth et al 2012, Brown et al 2014). Ces études révèlent que la direction de dispersion est contrôlée par des facteurs génétiques et que différentes populations présentent des directions de dispersion différentes (Spieth et al 1996, Spieth et al 1998, Spieth et al 2012, voir les résultats sur la population de Cairn dans le Brown et al 2014). Ces caractéristiques de la dispersion orientée rappellent celles de l'orientation vectorielle observée dans le cadre de la migration (i.e. bases génétiques et variabilité de l'orientation vectorielle entre les populations, [Partie II](#)). D'un point de vue mécanistique, on peut proposer que l'orientation vectorielle impacterait la dernière phase de la dispersion : le trajet vers un site de reproduction. Lors de la phase de recherche du site de reproduction, les dispersants s'orienteraient préférentiellement dans la direction opposée à leur orientation vectorielle. La configuration paysagère permettrait alors de trier les adultes en fonction de leur orientation vectorielle ([Figure 28](#)). En effet, les jeunes adultes tentant de rejoindre un site ne correspondant pas à leur orientation vectorielle devraient, dans de nombreux cas, traverser la matrice (trajectoire T3 de la [Figure 28](#)). Ils seraient alors confrontés à des risques de mortalité importants (e.g. écrasement, déshydratation) ainsi qu'au risque d'arriver après la reproduction (risque important pour les mâles). Ainsi, la majorité des adultes atteignant le site de reproduction à temps pour la reproduction posséderaient une orientation vectorielle en accord avec la

configuration paysagère locale. En d'autres termes, l'orientation vectorielle affecterait le lieu d'établissement des dispersants grâce à un processus de tri effectué par le paysage. La littérature rapporte que l'orientation préférentielle est susceptible de s'inverser au cours de la vie en réponse à des facteurs environnementaux tels que la photopériode et la température (Spieth et al 1996, Spieth et al 1998, Thorup et al 2010). Ces inversions d'orientation préférentielle ont été décrites dans le cadre de la migration et de la dispersion (Spieth et al 1996, Spieth et al 1998, Thorup et al 2010). L'orientation vectorielle pourrait ainsi influencer le site d'établissement des dispersants, ce qui ne serait pas sans conséquences sur les flux de gènes entre populations.

Si l'orientation vectorielle affecte en effet la dispersion, on s'attend à observer de l'isolement par adaptation : une diminution des flux de gènes entre populations occupant des environnements aux caractéristiques différentes (i.e. configurations paysagères différentes). Plusieurs études ont mis en évidence de l'isolement par adaptation induite par l'orientation vectorielle chez les oiseaux migrateurs et ont même révélé des prémices de spéciation (Rolshausen et al 2009, Rohwer et al 2011, Irwin et al 2005, Delmore et al 2014). Les barrières géographiques importantes (e.g. Alpes, plateau Tibétain, Méditerranée) sont contournées différemment par les populations d'oiseaux migrateurs, ce qui implique des orientations vectorielles différentes (Figure 29, Irwin et al 2005). Cependant, du fait de l'expansion postglaciaire de l'aire géographique de ces populations, des populations présentant des orientations vectorielles différentes se reproduisent aujourd'hui dans un même lieu, que l'on nomme fossé migratoire (Figure 29, Irwin et al 2005, Delmore et al 2014). Alors que les fossés migratoires sont relativement rares chez les oiseaux migrateurs, l'analyse des images satellite montre qu'ils sont potentiellement omniprésents chez le crapaud commun en paysage fragmenté. En effet, la structuration du paysage varie drastiquement sur de faibles échelles spatiales et présente ainsi un terrain particulièrement intéressant pour l'étude de l'isolement par adaptation induite par l'orientation vectorielle. Il serait ainsi pertinent d'étudier l'existence d'orientation vectorielle et d'isolement par adaptation dans des populations de *B. bufo* proches situées de part et d'autre d'un massif forestier (i.e. fossé migratoire, Figure 13, cf perspectives 0.3.1).

L'orientation vectorielle pourrait également influencer la phase larvaire. Il est cependant difficile de déterminer le caractère adaptatif de ce trait au stade têtard. En effet, l'orientation préférentielle des têtards leur permettrait de gagner un temps précieux en

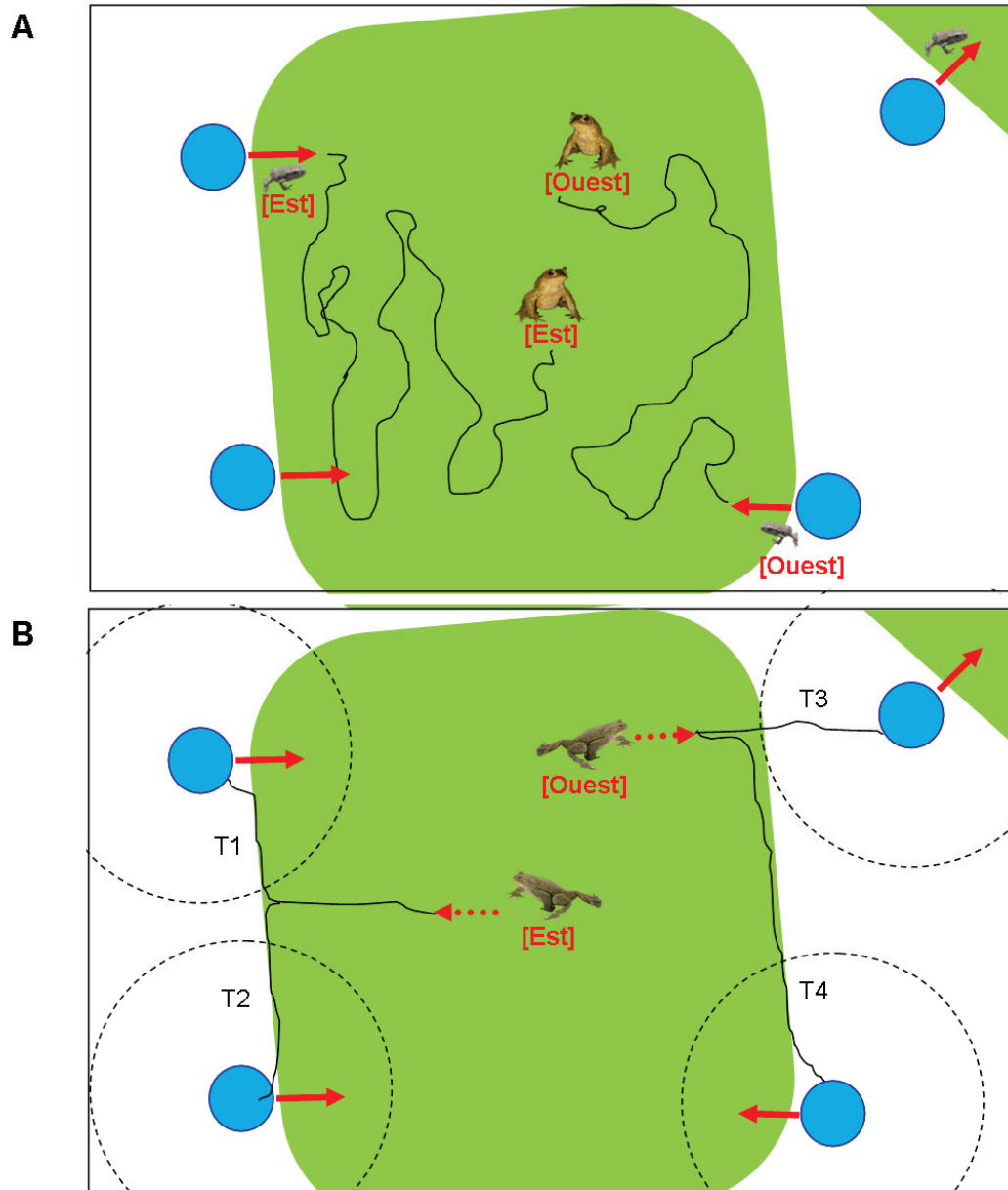


FIGURE 28 – Hypothèse de la dispersion orientée chez le crapaud commun.

A) Les juvéniles possédant une orientation vectorielle adaptée à la configuration paysagère locale rejoignent la forêt et utilisent l'habitat forestier pendant les premières années de leur vie. B) En période pré-reproduction, les adultes s'orientent préférentiellement dans la direction opposée à leur orientation vectorielle ce qui permet d'augmenter la probabilité de rencontrer un site correspondant à leur phénotype. L'individu [Est] s'oriente vers l'Ouest et atteint la lisière de forêt, il peut alors longer cette lisière jusqu'à percevoir des signaux directs provenant d'un site de reproduction. La trajectoire T1 lui permet de rejoindre son site natal; la T2 lui permet de coloniser un nouveau site de reproduction (dispersion). L'individu [Ouest] peut s'engager dans la matrice et rejoindre un site ne correspondant pas à son orientation vectorielle (T3, La traversée de la matrice est cependant associée à des coûts énergétiques et temporels qui limiteront les chances que cet adulte se reproduise avec des résidents). Il peut également longer la lisière de forêt jusqu'à percevoir des signaux directs provenant de son site d'origine. Les trajectoires des individus sont indiquées par des lignes noires. La direction de l'orientation vectorielle est indiquée entre crochets. La distance à laquelle le site de reproduction est perceptible est indiquée par un cercle pointillé.

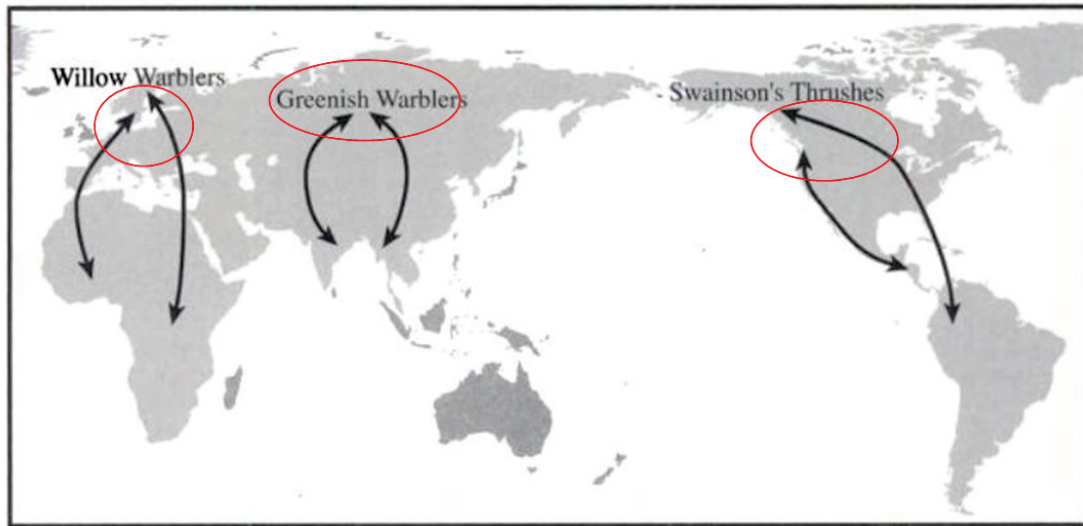


FIGURE 29 – Routes migratoires de trois espèces d'oiseaux migrateurs permettant de contourner la Méditerranée, le plateau Tibétain et le Golfe du Mexique. Les cercles rouges correspondent aux fossés migratoires de chaque espèce. Adapté de Irwin et al 2005.

atteignant la rive la plus proche de la forêt avant la métamorphose. Elle pourrait cependant impliquer une exposition plus importante à la prédation. Il n'existe malheureusement pas, à ma connaissance, de littérature sur les couplages des capacités de navigation entre les différents stades de vie.

De la même manière, l'augmentation du comportement exploratoire des juvéniles en paysages fragmentés pourrait affecter le stade larvaire ([Partie III](#)). Cette augmentation de l'activité au stade larvaire pourrait faciliter la recherche de nourriture mais également engendrer une augmentation des risques de prédation. En effet, les têtards ont tendance à réduire leur temps d'exploration lorsqu'ils sont élevés en présence de prédateurs (e.g. Teplitsky et al 2003). Des études expérimentales ont révélé que certaines caractéristiques du mouvement, telles que les traits de personnalité, pouvaient être conservés entre les différents stades de vie (Bakker 1986, Bell et al 2004, Johnson et al 2007, Wilson et al 2012). C'est par exemple le cas chez *Rana ridibunda* où les différences interindividuelles de personnalités (i.e. activité, exploration) persistent entre le stade larvaire et juvénile (Wilson et al 2012). La persistance de traits entre stades de vie pousse à se demander si les pressions de sélections rencontrées dans un stade de vie influencent le phénotype exprimé dans un autre stade de vie. L'influence de l'environnement larvaire sur le phénotype des adultes a donné naissance à une littérature abondante (effets latents, e.g. Beck et al 2000, Boes et al 2013, Chelgren et al 2006, Ficetola et al 2006, Johansson et al 2010,

Pechenik et al 1998, Pechenik et al 2006, Relyea et al 2002, Richter-Boix et al 2006). Cependant, étant donné l'existence des couplages, l'environnement dans lequel les adultes évoluent est également susceptible d'influencer le phénotype des larves. Cette question a malheureusement été totalement délaissée. Il semble ainsi pertinent de se demander si les caractéristiques du mouvement sélectionnées en réponse à des contraintes sur le mouvement terrestre s'expriment également au stade têtard.

Afin d'explorer cette idée, des expériences ont été réalisées au stade têtards sur les mêmes individus que ceux étudiés dans l'article 2 ([Partie III](#)). Ces expériences visaient à tester la présence d'un couplage entre différents stades de vie. L'analyse que j'ai réalisée sur ces données au cours de mon master ne montre pas l'existence de couplage du comportement exploratoire. En effet, contrairement à ce qui était attendu en cas de couplage entre les stades de vies, les têtards issus de paysages fragmentés n'explorent pas plus que les autres. Ces résultats suggèrent ainsi que la métamorphose permet un certain découplage entre les traits exprimés par les larves et les juvéniles (comme suggéré par l'étude de Johansson et al 2010). Ces résultats sont en accord avec l'existence d'une certaine plasticité des traits comportementaux en fonction des contextes (Johnson et al 2007, Dingemanse et al 2009). Les analyses révèlent néanmoins que les têtards issus d'environnements fragmentés présentent des trajectoires plus rectilignes que les autres, ce qui pourrait témoigner d'un couplage partiel entre la phase de vie terrestre et aquatique (Ficetola et al 2006, Richter-Boix et al 2006, Relyea et al 2002, Pechenik et al 1998). En effet, il a été montré chez plusieurs taxons que les organismes avaient tendance à utiliser des trajectoires rectilignes en réponse à la fragmentation (cf [2.1.2](#), Merckx et al 2006a, Jachowski et al 2013). Les pressions de sélections exercées sur le stade de vie terrestre pourraient ainsi avoir une répercussion sur les trajectoires des têtards. Il semble cependant essentiel de tester l'influence de la fragmentation sur les trajectoires des juvéniles *B. bufo* provenant des mêmes populations avant de conclure sur l'existence d'un couplage pour ce trait.

L'augmentation du comportement exploratoire révélé dans l'article 1 pourrait également impacter la dispersion ([Partie II](#)). De nombreuses études révèlent en effet l'existence de liens entre comportement exploratoire et dispersion : les individus les plus explorateurs sont en général plus enclins à disperser (Cote et al 2010a, Cote et al 2010b, Dingemanse et al 2003). De plus, la dispersion peut être précédée d'une modification du

comportement exploratoire médiée par un contrôle hormonal (Holekamp 1986, Belthoff et al 1998). Il semble ainsi intéressant de se demander si les crapauds communs dispersent plus en paysage fragmenté qu'en paysage non fragmenté du fait de cette augmentation du comportement exploratoire. La question inverse est tout aussi pertinente : est-ce que l'exploration accrue observée dans le cadre des mouvements journaliers est la conséquence d'une augmentation de la dispersion en paysage fragmenté ? Une idée similaire à celle-ci a été proposée par Hanski et al (2004) pour expliquer le fait que les papillons (*Melitaea cinxia*) occupant des patchs isolés étaient plus mobiles que les autres. Pour expliquer ce pattern, Hanski et al (2004) proposent que les populations isolées aient été fondées par des individus plus mobiles que les autres, par des individus présentant un syndrome de dispersion. Dans notre étude, les populations fragmentées étaient systématiquement déconnectées de l'habitat forestier (c.a. 300 à 600m). Un effet fondateur similaire à celui décrit par Hanski et al (2004) et suggéré par Brodin et al (2013) et Habel et al (2012) pourrait ainsi expliquer l'augmentation du comportement exploratoire observée en paysage fragmenté dans notre étude.

Le comportement exploratoire est également susceptible d'affecter les mouvements de migration. En effet, les micro-habitats utilisés influencent la survie des amphibiens de manière drastique (Rittenhouse et al 2008). L'usage préférentiel des zones humides pendant la migration permettrait ainsi de limiter les risques de déshydratation particulièrement importants lors de la traversée de la matrice (Rothermel et al 2002, Rothermel et al 2006). Enfin, l'exploration préférentielle des zones humides pourrait permettre d'optimiser l'exploitation des environnements favorables et ainsi de limiter les mouvements superflus dans la matrice ([Partie III](#)).

L'évolution des caractéristiques du mouvement résulte de l'intégration des pressions de sélections s'appliquant sur tous les types de mouvements dans tous les contextes. Il semble ainsi primordial d'étudier le caractère adaptatif d'un trait dans différents contextes. Les caractéristiques du mouvement étudiées dans ce travail (i.e. orientation vectorielle et comportement exploratoire) semblent être adaptatives dans les différents contextes de vie terrestre présentés ci-dessus. En effet, l'orientation vectorielle pourrait engendrer de la dispersion non-aléatoire, permettant ainsi de maintenir une adaptation locale tout en autorisant les flux de gènes entre populations. De la même manière, le comportement exploratoire observé en paysage fragmenté pourrait limiter les risques de mortalité lors

de la traversée de la matrice dans le cadre de mouvements de migration et de dispersion. D'un point de vue théorique, les pressions de sélections s'appliquant sur tous les types de mouvements pourraient ainsi être à l'origine de l'apparition de l'orientation vectorielle et de l'augmentation du comportement exploratoire en paysage fragmenté. L'étude des couplages reste très peu développée dans la littérature (Van Dyck et al 2005). Un certain nombre d'études portent sur la persistance des traits de personnalité entre différents contextes (Bell et al 2004, Dingemanse et al 2012, Dingemanse et al 2009, Johnson et al 2007, Sih et al 2003, Yuen et al 2015), entre différents stades de vie (Bakker 1986, Bell et al 2004, Johnson et al 2007, Wilson et al 2012) mais très peu abordent cette thématique de couplage entre différents types de mouvements (Van Dyck et al 2005). Ce dernier type de couplage est pourtant central à la compréhension de l'évolution des caractéristiques du mouvement. Les rares études abordant cette thématique suggèrent que les caractéristiques du mouvement seraient partiellement couplées entre les différents types de mouvements. En effet, les études sur les traits de personnalité montrent l'existence de couplages entre dispersion et mouvements journaliers : les dispersants sont plus agressifs, asociaux et téméraires que les résidents (e.g. Cote et al 2010a, Cote et al 2010b, Clobert et al 2009, Ronce et al 2012). D'autres études révèlent, à l'inverse, l'existence d'un découplage partiel entre les caractéristiques du mouvement exprimées entre mouvements journaliers, dispersion (comportement : Holekamp 1986, Cease et al 2006, Belthoff et al 1998) et migration (capacités de mouvement : Nakazawa et al 2009, Ellerby et al 2001). Les couplages étant centraux dans la compréhension de l'évolution des caractéristiques du mouvement, leur étude mérite une attention plus soutenue.

0.3 Perspectives

De nombreuses questions émergent du travail présenté et leur étude s'avère importante pour mieux comprendre l'évolution des caractéristiques du mouvement en général ainsi que dans un contexte de fragmentation du paysage. Ces perspectives, dont certaines sont déjà en cours de réalisation, visent à tester l'existence et l'impact de couplages du comportement exploratoire et de l'orientation vectorielle.

0.3.1 Orientation vectorielle

Conditions d'expérimentation

Il semble essentiel de trouver des conditions de stabulation et d'expérimentation rigoureuses afin de continuer ce travail. Les expériences réalisées pendant cette thèse ([Appendice A](#)) ainsi que la littérature (Adler et al 1981) soulignent l'importance de conditions non stressantes pendant la stabulation et tout au long de l'expérimentation (température basse et constante, hygrométrie importante, manipulation minimale des juvéniles, calme). L'utilisation d'un environnement isotrope et contrôlé (i.e. luminosité, bruits, odeurs, vibrations, flux d'airs, rémanence magnétique) est également essentielle à toute expérimentation sur l'orientation (Engels et al 2014). L'isotropie a été prise en compte dans la conception des dispositifs; la salle d'expérimentation reste cependant un facteur déterminant du succès des expériences et extrêmement difficile à contrôler.

Alignement magnétique

J'ai réalisé des expériences préliminaires au cours de ma thèse afin d'étudier l'existence d'un lien entre l'alignement magnétique et l'orientation vectorielle. J'ai à cette fin mesuré l'alignement magnétique sur des adultes provenant de populations où l'orientation vectorielle a été mise en évidence (population Ouest, Sud, Est et Nord). L'hypothèse testée étant que l'alignement magnétique se faisait sur le même axe que l'orientation vectorielle. L'alignement magnétique a été mesuré au repos et en activité, en laboratoire et en extérieur. En extérieur, l'alignement était fortement influencé par les conditions climatiques. Les expériences préliminaires en laboratoire n'ont pas révélé de corrélation flagrante. Cependant, l'alignement magnétique est un phénomène statistique et de nombreuses mesures sont nécessaires pour le mettre en évidence. Il semble ainsi intéressant de renouveler les tests réalisés pendant la phase d'activité en laboratoire sur de plus gros effectifs. L'expérience peut être réalisée grâce au protocole et au dispositif que j'ai élaboré pendant ma thèse. L'activité des adultes est mesurée pendant toute la nuit grâce à un éclairage infra-rouge uniforme sur toute l'arène. Une analyse *a posteriori* des vidéos permet ensuite de tester l'existence d'un alignement magnétique (Schlegel 2007) et son lien avec l'orientation vectorielle.

Dispersion orientée

Une approche expérimentale permettrait de tester l'existence d'un lien entre la colonisation orientée et l'orientation vectorielle (Figure 31). La première étape consiste à mettre en évidence le fait que la dernière phase de la dispersion est orientée (i.e. phase d'orientation vers le site de reproduction) et dépend du champ magnétique terrestre. L'utilisation du champ magnétique pendant la migration a été mise en évidence chez *B. bufo* (Landler et al 2011). Il s'agirait ici de compléter ces résultats en étudiant le mouvement des dispersants colonisant un site caractérisé par un couloir de migration réduit. Ceci pourrait être fait en testant l'orientation de mâles capturés sur un site qui vient juste d'être créé en bordure de massif. Ce test serait réalisé, en champ magnétique contrôlé, sur les mêmes individus, avant et après la période de reproduction grâce au dispositif présenté Figure 30. J'ai conçu ce dispositif au cours de ma thèse afin de réaliser une expérience préliminaire à celle-ci. J'ai en effet testé l'orientation d'adultes originaires de sites connus pour leur orientation vectorielle : populations Sud, Nord et Ouest. Ces tests d'orientation, réalisés avant la période de reproduction, ont été réalisés en conditions magnétiques contrôlées et visaient à retrouver les résultats de Landler et al (2011) mais dans le contexte de l'orientation vectorielle. Alors que les premiers résultats étaient particulièrement encourageants, une détérioration des conditions d'expérimentation ainsi que des problèmes d'anisotropie ont entravé le bon déroulement des expériences.

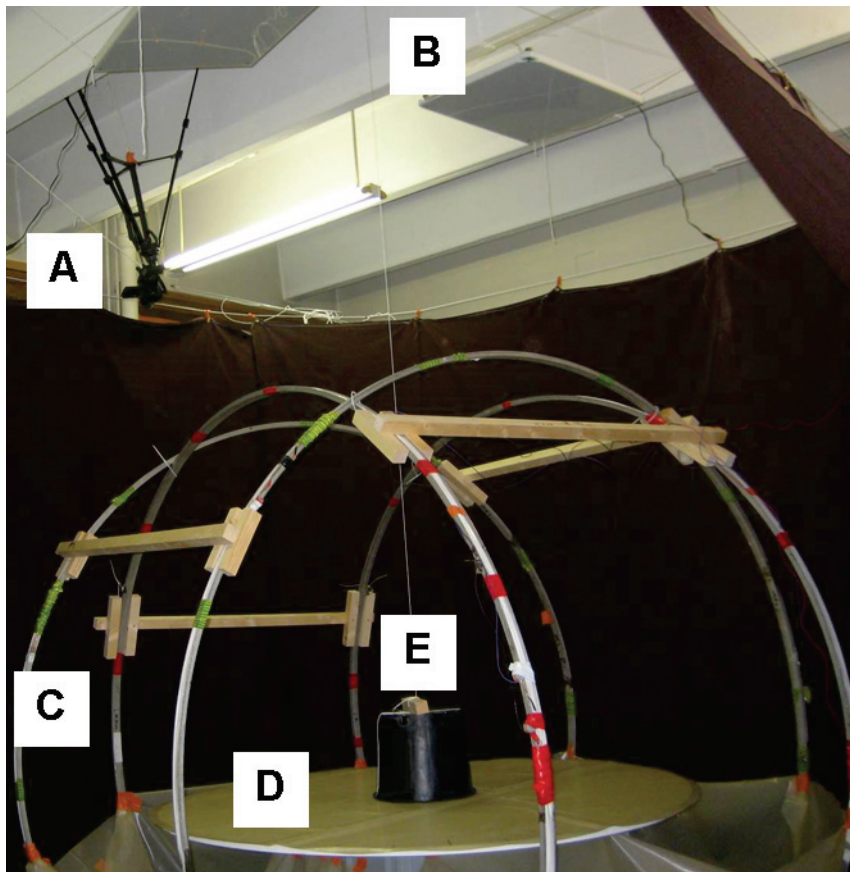


FIGURE 30 – Dispositif expérimental utilisé pour tester l'orientation des adultes en période pré et post-reproduction.

A) Caméra infra-rouge, B) spot infra-rouge, C) bobines de Helmholtz permettant d'inverser localement le champ magnétique, D) arène expérimentale, E) Dispositif de lâcher

L'étape suivante consisterait à mesurer l'héritabilité de l'orientation préférentielle en étudiant l'orientation vectorielle de la descendance des adultes testés (Figure 31). À cette fin, des couples pourraient être créés en fonction de la direction préférentielle exprimée par les adultes pendant la période précédant la reproduction. Les têtards seraient ensuite élevés en conditions standardisées jusqu'à la métamorphose et l'orientation vectorielle serait mesurée sur les juvéniles. S'il existe un lien entre la direction de dispersion des adultes et l'orientation vectorielle des juvéniles, une mesure d'héritabilité pourrait être envisagée grâce à ce protocole.

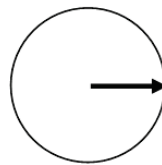
1- Capture d'adultes sur un site nouvellement créé => capture d'individus colonisateurs



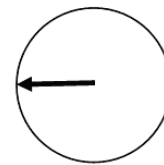
2- Test d'une orientation préférentielle basée sur le champ magnétique chez les adultes



Dispositif expérimental



avant reproduction



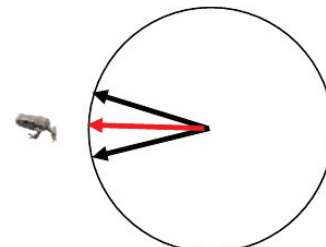
Après reproduction

Orientations adultes attendues

3- Test de l'orientation vectorielle chez la descendance

Élevage en conditions
standardisées

Dispositif expérimental



→ Orientation adultes

→ Orientation F1

Orientations juvéniles attendues

FIGURE 31 – Protocole expérimental permettant de mettre en évidence l'existence d'une colonisation orientée et son lien possible avec l'orientation vectorielle.

2289 Isolement par adaptation

2290 Le terrain que j'ai réalisé pendant ma thèse a montré qu'il existait des populations
2291 de *B. bufo* dans tous les sites présents de part et d'autre des 5 massifs étudiés (Figure 32).
2292 On peut alors proposer deux scénarios permettant d'expliquer la présence d'individus
2293 dans des sites proches présentant des configurations paysagères contrastées (Figure 33) :

1) l'isolement par adaptation existe et chaque population présente l'orientation vectorielle correspondante à la configuration paysagère locale. On s'attend alors à ce que ces populations avec des orientations vectorielles différentes échangent peu de gènes, 2) toutes les populations présentent la même orientation vectorielle, et les populations qui possèdent une orientation vectorielle mal-adaptative sont constamment alimentées par des dispersants provenant des populations voisines (i.e. système source-puit). Comme les conditions de laboratoires nécessaires à la mise en évidence d'orientation vectorielle ne n'existent plus, il est impossible de tester l'existence d'orientation vectorielle dans les sites étudiés. J'ai ainsi choisi d'étudier ces deux scénarii par une approche génétique. Dans le cas du premier scénario, on s'attend à ce que la distance génétique entre populations soit corrélée à la configuration paysagère locale : les populations présentant la même configuration paysagère sont proches génétiquement et sont différenciées des populations présentant une configuration paysagère contrastée (Figure 33). Dans le deuxième scénario, on ne s'attend pas à observer de structuration génétique particulière.

J'ai réalisé un échantillonnage génétique par écouvillonnage buccal (Figure 34) dans 5 massifs présentant une configuration paysagère ancienne similaire à celle présentée en Figure 13 (i.e. fossé migratoire). Dans chaque réplicat, tous les sites présents autour du massif ont été échantillonnés à l'échelle de 30 mâles par site (Figure 32). Cet échantillonnage complet permet d'utiliser des méthodes d'assignement et d'avoir une puissance suffisante pour détecter une structuration génétique récente et locale. Les échantillons d'un massif ont été séquencés pour 9 marqueurs microsatellites (Bbufm11, Bbufm13, Bbufm15, Bbufm24, Bbufm39, Bbufm47, Bbufm54, Bbufm62 and Bbufm65 ; Brede et al 2001). Malgré l'utilisation du protocole de séquençage utilisé par Luquet et al (2015) et l'étude de populations situées dans la même zone géographique, le taux d'échec de séquençage important pour trois marqueurs ampute considérablement le jeu de données. Le développement de nouveaux marqueurs est ainsi essentiel à l'obtention d'un jeu de données suffisamment important pour mettre en évidence une structuration génétique locale.

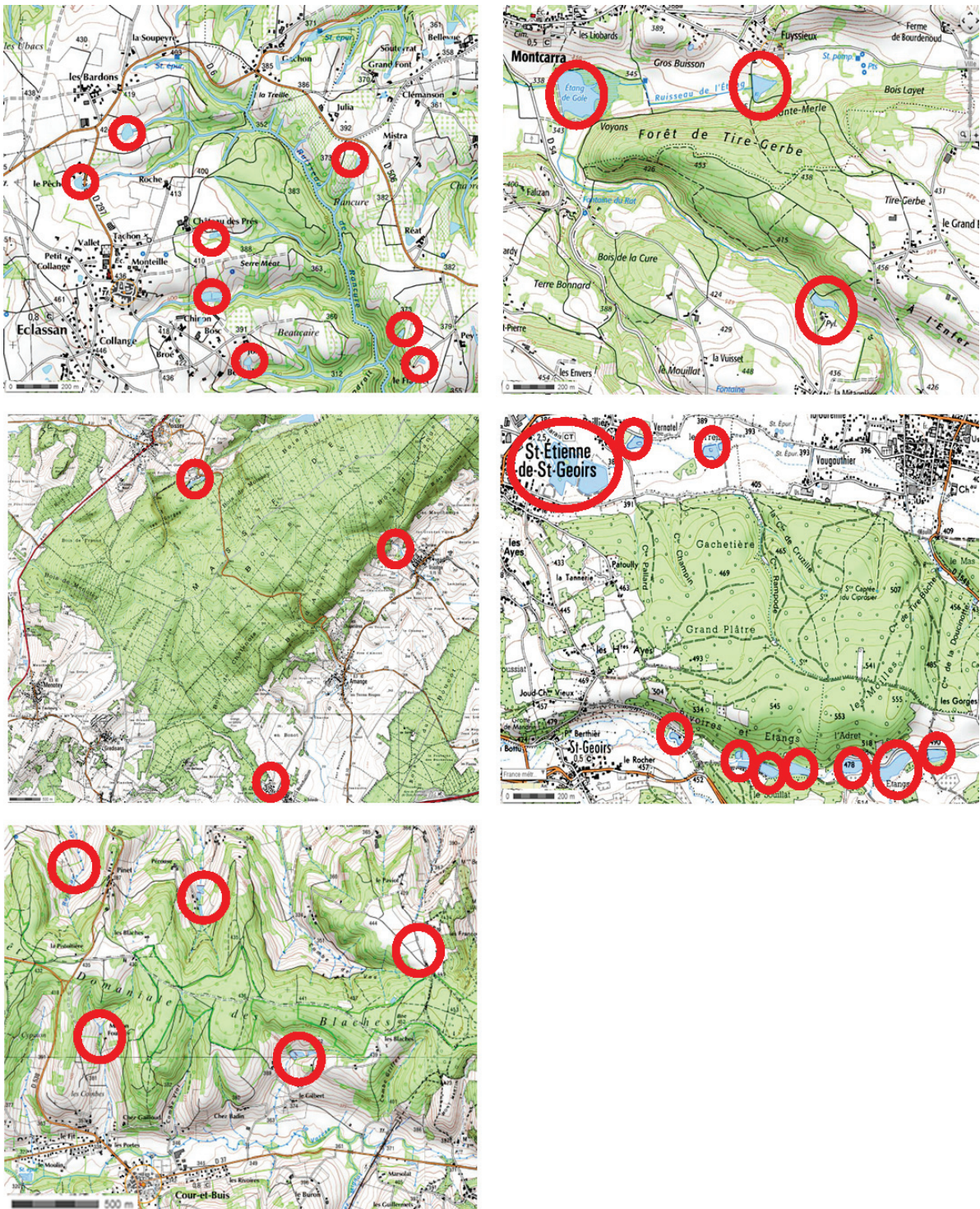
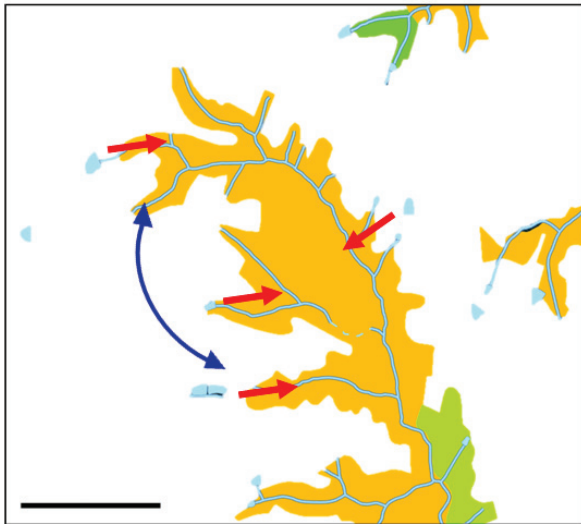


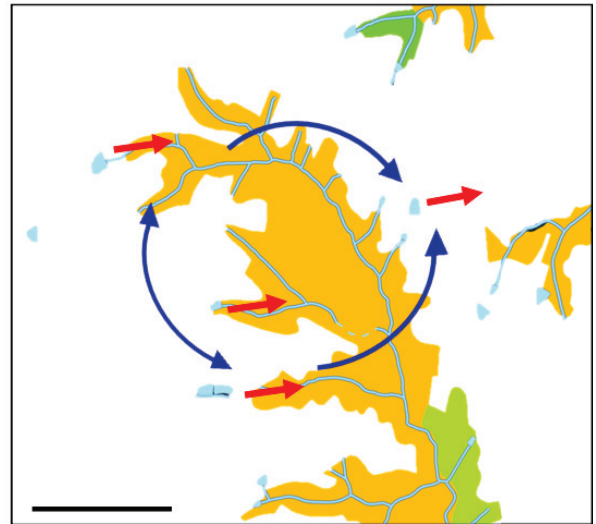
FIGURE 32 – Massifs présentant un fossé migratoire.

Les populations situées de part et d'autre de ces massifs forestiers ont subi un échantillonnage génétique visant à mettre en évidence de l'isolement par adaptation induite par l'orientation vectorielle. Trente individus ont été échantillonnés dans chaque population.

A



Scénario isolation par adaptation



Scénario source-puit

B

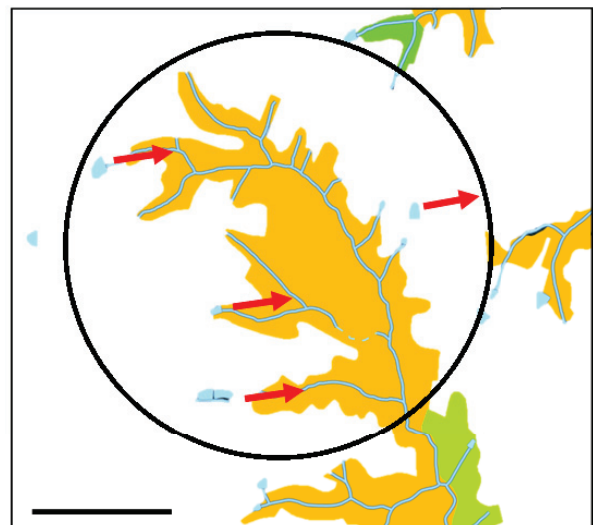
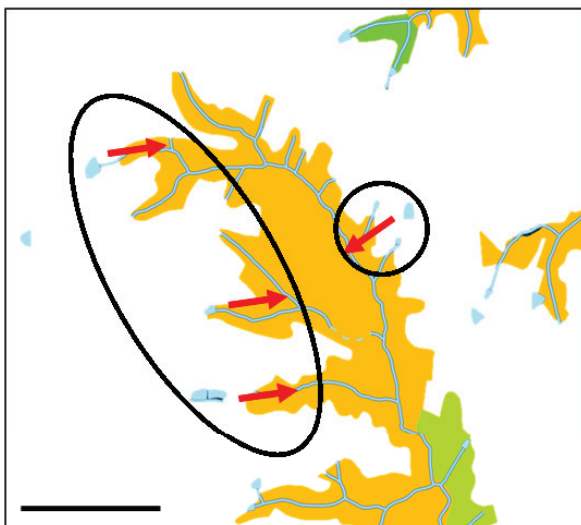


FIGURE 33 – Etude de l'isolement par adaptation induite par l'orientation vectorielle chez *Bufo bufo*. A) Scénarii attendus présentés sur une configuration paysagère échantillonnés près d'Eclassan, Ardèche. Scénario isolement par adaptation : toutes les populations présentent une orientation vectorielle en accord avec leur configuration paysagère, seules les populations à l'ouest du massif forestier échangent des migrants. Scénario source-puit : toutes les populations présentent la même orientation vectorielle, la population à l'est du massif fonctionne en puit car les juvéniles ne survivent pas à la migration, la population subsiste grâce à l'arrivée des dispersants provenant des populations à l'ouest du massif. B) Structuration génétique attendue pour chacun de ces scénarios. barre d'échelle 1 km.



FIGURE 34 – Ecouvillonnage buccal

0.3.2 Comportement exploratoire

Utilisation préférentielle de micro-habitats

Une approche expérimentale en habitats semi-naturels permettrait de tester l'existence d'une sélection des micro-habitats favorables par les juvéniles en conditions naturelles ([Partie III](#)). Le dispositif expérimental pourrait être un couloir similaire à celui utilisé par Cline et al (2014) composé de trois rangées parallèles d'habitats aux conditions plus ou moins favorables ([Figure 35](#), e.g. herbe rase, bois mort, haie). Le protocole serait composé de trois lâchers successifs et indépendants d'une cinquantaine de juvéniles dans le dispositif : un lâcher dans chaque type d'habitat. Une succession de pièges permettrait de capturer les juvéniles évoluant dans chaque type d'habitat sur toute la continuité du couloir expérimental ([Figure 35](#)). On pourrait ainsi avoir accès au nombre de juvéniles évoluant dans chaque type d'habitat, au nombre de décès en fonction de l'habitat de lâcher, à la vitesse à laquelle les juvéniles changent d'habitat par rapport à leur habitat de lâcher. Afin de contrôler la motivation des juvéniles à s'orienter dans la direction du couloir expérimental, cette étude pourrait être réalisée dans des sites présentant un couloir de migration réduit. Il serait alors judicieux d'utiliser un couloir expérimental orienté dans la direction de migration attendue.

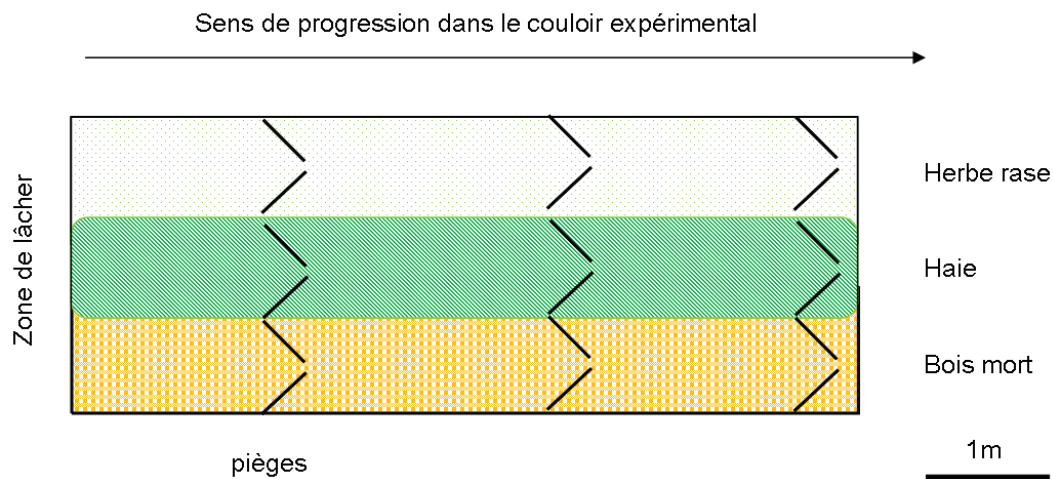


FIGURE 35 – Exemple de couloir expérimental permettant le test, en conditions semi-naturelles, d’une sélection d’habitat des juvéniles pendant la migration

Syndrome de mobilité en paysage fragmenté

L’existence de pressions de sélections divergentes entre deux environnements est susceptible de donner naissance à des syndromes de mobilité différents (Ronce et al 2012). Ainsi, en modifiant les pressions de sélections s’appliquant sur le mouvement, la fragmentation du paysage donne naissance à des syndromes de mobilité différenciant les individus issus de paysages fragmentés des autres (Merckx et al 2006a, Turlure et al 2010). Les résultats de l’article 1 (i.e. orientation vectorielle) et de l’article 2 (i.e. comportement exploratoire), ainsi que la littérature, montrent que toutes les composantes du mouvement sont susceptibles d’évoluer en réponse à la fragmentation (Encadré 4 ; état interne : Schtickzelle et al 2003, Schtickzelle et al 2006, Merckx et al 2003, Bonte et al 2006, Jonsen 2000, Janin et al 2012a ; capacités de navigation : Merckx et al 2006a, Öckinger et al 2012, Janin 2010 ; capacité de mouvement : Bazelet et al 2014, Berwaerts et al 1998, Taylor et al 1995, Van Dyck et al 1999, Gomez et al 2012, Desrochers et al 2010). Cependant, la majorité des articles l’évolution d’un seul trait est étudiée en réponse à la fragmentation (e.g. Bonte et al 2006, Desrochers et al 2010, Schtickzelle et al 2003). Ainsi, même si la fragmentation est susceptible de favoriser l’apparition de syndromes de mobilité, il existe peu d’exemples de syndrome induit par la fragmentation du paysage dans la littérature (mais voir Turlure et al 2010, Merckx et al 2006a).

Une approche expérimentale permettrait de tester l’existence d’un syndrome de mobilité induit par la fragmentation du paysage ainsi que la présence de couplages entre stades de développement. Elle permettrait de tester la coévolution de l’état interne et

des capacités de mouvements en réponse à la fragmentation du paysage. Pour cela, des pontes pourraient être prélevées dans les populations fragmentées et non fragmentées étudiées dans l'article 2. Les têtards seraient ensuite élevés individuellement en conditions standardisées jusqu'à la métamorphose. Au cours du développement, le comportement exploratoire pourra être testé grâce à un protocole similaire à celui développé par Wilson et al (2012). Il serait notamment particulièrement intéressant de tester le temps d'activité ainsi que le caractère rectiligne de la trajectoire chez les têtards. Les résultats présentés dans la discussion suggèrent qu'il n'existe pas de couplage du comportement exploratoire entre les larves et les juvéniles. Ces résultats contradictoires avec ceux de Wilson et al (2012) peuvent être expliqués par l'absence de suivi individuel dans notre étude : la variabilité interindividuelle existant au sein des populations pourrait dissimuler le caractère persistant du trait étudié. Il semble ainsi important de tester l'existence d'un couplage du comportement exploratoire à l'aide d'une étude de suivi individuel. Un test d'exploration serait ensuite réalisé 2 à 3 jours après la métamorphose. Il permettrait de mesurer le temps d'activité, la propension à franchir des barrières de micro-habitats et le caractère rectiligne de la trajectoire. Les capacités de mouvement seront enfin mesurées grâce à la mesure de la longueur et la hauteur des sauts après stimulation, la longueur des pattes postérieures, la longueur museau-urostyle et le poids des juvéniles hydratés.

0.4 Conclusion

Les importants enjeux sociétaux et scientifiques associés à l'étude de la fragmentation du paysage (Hunter 2002) ont permis à de nombreuses publications sur le sujet de voir le jour. Cependant, notre compréhension de l'impact de la fragmentation sur les écosystèmes reste partielle et composite (Hoffmeister et al 2005). Cette situation est en partie due au fait que la dimension évolutive est souvent délaissée dans les études sur la fragmentation (Baguette et al 2007). Il semble ainsi essentiel de continuer à développer ce volet afin de mieux comprendre et de mieux gérer les paysages fragmentés.

Annexe A

Comparaison de conditions de stabulations

Résumé

Les conditions de stabulation des animaux de laboratoire sont particulièrement importantes pour le bien-être des animaux de laboratoire et afin d'éviter tous biais dans les travaux de recherche. Notre étude compare les conditions de stabulation dans une animalerie, (i.e. l'Ecoaquatron) avec celles d'une salle quelconque située au 4e étage du bâtiment Dubois. L'animalerie étudiée a été spécialement conçue pour la stabulation et l'expérimentation sur des animaux ectothermes. Cependant, l'absence de lumière naturelle, la température constante, élevée et non réglable, est susceptible d'affecter l'état physiologique et le comportement des animaux en stabulation. L'état physiologique (i.e. la quantité de corticostérone salivaire) et le comportement du crapaud commun *Bufo bufo* au cours de la période de reproduction a été étudié sur une durée de deux semaines dans les deux salles de stabulation.

Le suivi hormonal révèle que la quantité de corticostérone salivaire présente des niveaux similaires dans ces deux conditions de stabulation. Ces données mettent en évidence le stress lié à la capture et au transport des animaux avant l'expérience. Le suivi comportemental révèle que le comportement reproducteur des mâles est fortement et rapidement affecté dans l'Ecoaquatron. Les animaux en stabulation dans l'animalerie présentent une perte rapide des cycles journaliers, une diminution de la position de guet ainsi qu'une disparition de la coloration des callosités nuptiales. Les résultats montrent que les conditions de stabulation dans l'Ecoaquatron, affectent la motivation des mâles

à se reproduire et entraîne une fin précoce de la période de reproduction. Ces conditions de stabulation ne sont donc pas adaptées à l'étude des comportements exprimés pendant la période de reproduction.

Introduction

Des conditions de stabulation inadaptées peuvent induire des modifications physiologiques et comportementales chez les animaux de laboratoire. Un environnement stressant ou trop différent de l'environnement naturel est en effet susceptible d'impacter le bien-être des animaux mais également la fiabilité des travaux de recherches pour lesquels ils sont employés (Balcombe et al 2004).

Cette étude analyse les conditions de stabulation dans une animalerie, l'Ecoaquatron, créée pour la stabulation des vertébrés ectothermes. Cette animalerie, dans laquelle j'ai travaillé au cours de ma première année de thèse, ne possède pas de thermostat individualisé pour chaque salle. La température y est donc constante au cours de la journée et semble inadaptée aux besoins de mon modèle d'étude, le crapaud commun (*Bufo bufo*).

Cette étude vise à déterminer l'impact potentiel de ces conditions de stabulation sur le stress ainsi que le comportement des crapauds communs. À cette fin, nous avons suivi le comportement et le niveau de stress (mesurée par la quantité de corticostérone salivaire) de 30 mâles pendant la période de reproduction. Ces mâles ont été divisés en deux lots et placés en stabulation dans l'Ecoaquatron et dans une salle du 4e étage du bâtiment Dubois (i.e. salle Dubois) préalablement aménagée pour offrir des conditions de stabulation proches de l'environnement extérieur. Un suivi comportemental a été réalisé tout au long de la période de stabulation afin de déterminer l'évolution de la motivation des mâles à se reproduire ainsi que la présence d'un cycle circadien. La coloration brune sur les callosités nuptiales présentes sur les doigts I, II et III des crapauds est corrélée à la période de reproduction, et donc à la motivation et à la capacité physiologique des individus à se reproduire (J.T. Cunningham, 1927). La coloration des callosités nuptiales a ainsi été mesurée avant et après la stabulation.

Matériel et Méthodes

30 mâles *Bufo bufo* ont été capturés au début de la période de reproduction dans l'étang de Vernioz (Isère). Deux groupes de 15 individus ont été placés dans chacune des salles de stabulation. Les crapauds ont été maintenus dans des conditions similaires : 5 individus par caisse de 60x30x30cm recouverte d'un filet. Les caisses étaient garnies d'un substrat naturel de terre et de feuilles mortes maintenues humides quotidiennement. Les individus ont été nourris ad libitum à l'aide de grillons.

Dans l'Ecoaquatron, l'éclairage était uniquement artificiel et s'étalait de 6h à 18h, la température était stable, 23° C, et l'humidité variait entre 25% et 35%. La salle du bâtiment Dubois a été aménagée en vue de l'expérience. Les fenêtres ont été recouvertes d'une bâche blanche afin d'éviter la lumière directe, le chauffage et l'éclairage coupés et les fenêtres ont été maintenues ouvertes tout au long de l'expérience. La température et le degré d'hygrométrie étaient ainsi proches des conditions extérieures.

Le jour suivant la capture, un prélèvement salivaire a été réalisé sur chaque individu à partir de 17h. Des boules de coton, préalablement pesées ont permis de réaliser un écouvillonnage buccal. Le coton imbibé de salive a été pesé afin de déterminer la quantité de salive prélevée. Ces échantillons ont été conservés à -95°C. Le kit de dosage «Corticosterone EIA Kit » a ensuite été utilisé afin d'estimer la quantité de corticostérone par mg de salive prélevée. Les callosités nuptiales de chaque individu ont ensuite été photographiées en parallèle avec une gamme de couleur afin de mesurer l'évolution de la coloration. Tous les individus ont été nettoyés, séchés et pesés. Les individus ont ensuite été marqués individuellement grâce à un marqueur coloré (Vi-tag) injecté dans la palmure d'une des pattes postérieures (Figure 36). Tous les animaux ont ensuite été placés en stabulation.

Un suivi comportemental a été réalisé chaque jour à 13h et à 19h. La position de l'animal a été notée : comportement de guet, tapi sur le substrat, enfoui sous les feuilles. Le comportement de guet (i.e. individu dressé sur ses pattes avant, Figure 37) est adopté par les mâles pendant la période de reproduction et permet de repérer les femelles. Alors que le comportement de guet est généralement observé la nuit en milieu naturel, la position enterrée est généralement adoptée en journée. Les comportements anti-prédateurs révélateurs de stress (position groupée des individus et/ou aspect gonflé) ont également été notés (Spieler 2005).



FIGURE 36 – Marquage sous cutané injecté dans la palmure d'une patte postérieure



FIGURE 37 – Position de guet adoptée par les mâles pendant la période de reproduction

2468 Après deux semaines de stabulation, un second prélèvement salivaire a été réalisé
 2469 à la même heure que le premier, de manière à éviter un biais dû aux fluctuations
 2470 journalières (Pancak et al 1982). Les callosités nuptiales ont été photographiées. Les
 2471 individus ont ensuite été pesés et mesurés (i.e. longueur museau-urostyle). Tous les
 2472 animaux ont été relâchés dans leur étang d'origine. Des tests de Student ont été utilisés
 2473 pour l'analyse statistique des données.

2474

Résultats

Il existe une diminution significative de la quantité d'hormone de stress au cours du temps pour les deux lots d'individus (p -value < 0.01 pour la salle Dubois, p -value $< 0,01$ pour l'Ecoaquatron, [Figure 38](#)). Aucune différence significative n'a été notée entre les deux conditions de stabulation. (p -value = 0.89 pour la première mesure, p -value = 0.35 pour la mesure de sortie, [Figure 38](#)).

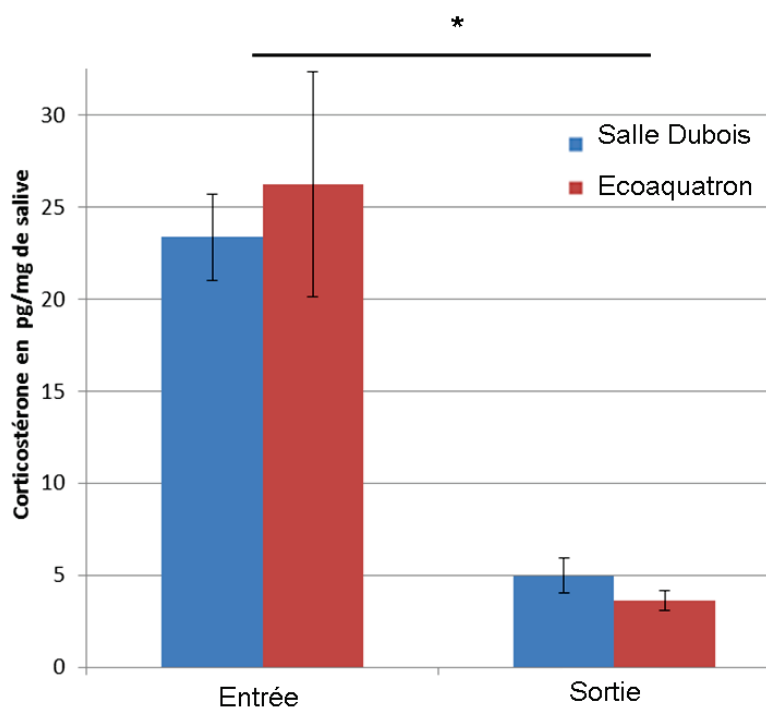


FIGURE 38 – Comparaison du taux de corticostérone avant et après la stabulation en fonction du lieu de stabulation.

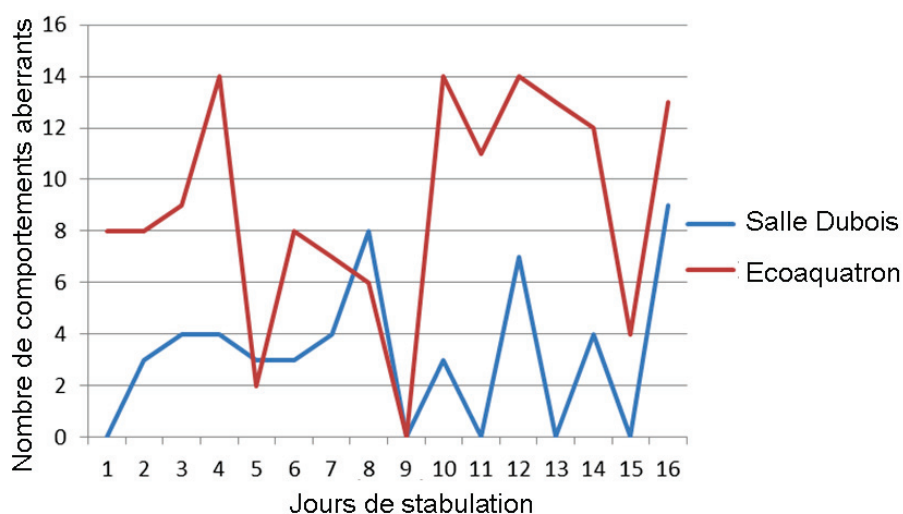


FIGURE 39 – Comparaison du taux de corticostérone avant et après la stabulation en fonction du lieu de stabulation.

Les comportements aberrants ou révélateurs de stress (i.e. comportements diurnes effectués la nuit et inversement, ainsi que les états « gonflés » et « groupés ») ont été regroupés pour plus de lisibilité des résultats (Figure 39). D'une manière générale, un plus grand nombre de comportements aberrants sont observés dans l'Ecoaquatron, avec une baisse d'occurrence de ces comportements en fin de première semaine (Figure 39).

Les positions de « guets », « tapis » et « enfouis », renseignent sur le cycle d'activité journalier des individus et sur leur motivation à la reproduction (Figure 40). En salle Dubois, les cycles journaliers (i.e. crapauds enfouis le jour et guettant la nuit) sont conservés pendant toute l'expérience, avec une légère détérioration vers la fin. La motivation à se reproduire reste élevée et importante puisque le nombre d'individus faisant le guet demeure relativement stable, malgré une diminution importante le 11/02/2014 (Figure 40). Les individus en stabulation à l'Ecoaquatron présentent des rythmes d'activité perturbés. Les comportements de guets et enfouis ne sont en effet pas exprimés plus particulièrement le jour ou la nuit. De plus, il existe une forte variation des comportements exprimés d'un jour à l'autre. La motivation à se reproduire est moins forte que dans la salle Dubois et diminue drastiquement au cours de l'expérience. En effet, le nombre d'individus en position de guet est faible, décline rapidement et devient nul en fin d'expérience (Figure 40).

Après deux semaines de stabulation, la coloration s'est estompée chez 6 individus, et a disparu totalement chez 3 individus de la salle Dubois, contre respectivement 2 et 12 individus dans l'Ecoaquatron. 6 crapauds dans la salle Dubois et seulement 1 à l'Ecoaquatron ont préservé leur coloration digitale intacte (Figure 41). Les individus en stabulation dans l'Ecoaquatron ont donc plus perdu leurs couleurs que dans la Salle Dubois (Figure 41).

Après 2 semaine de stabulation dans la salle Dubois, 7 individus sur 15 ont perdu de la masse corporelle, avec une perte moyenne de $0,67 \pm 3,20$ gr. Si l'on rapporte la variation de poids à leur taille, on obtient un indice de perte de 0,08. Dans l'Ecoaquatron, 11 individus sur 15 ont perdu de la masse corporelle, avec une perte moyenne de $1,37 \pm 3,25$ gr et un indice de perte de 0,18. On a donc une tendance non significative (p -value = 0,5) à une perte de poids plus importante à l'Ecoaquatron.

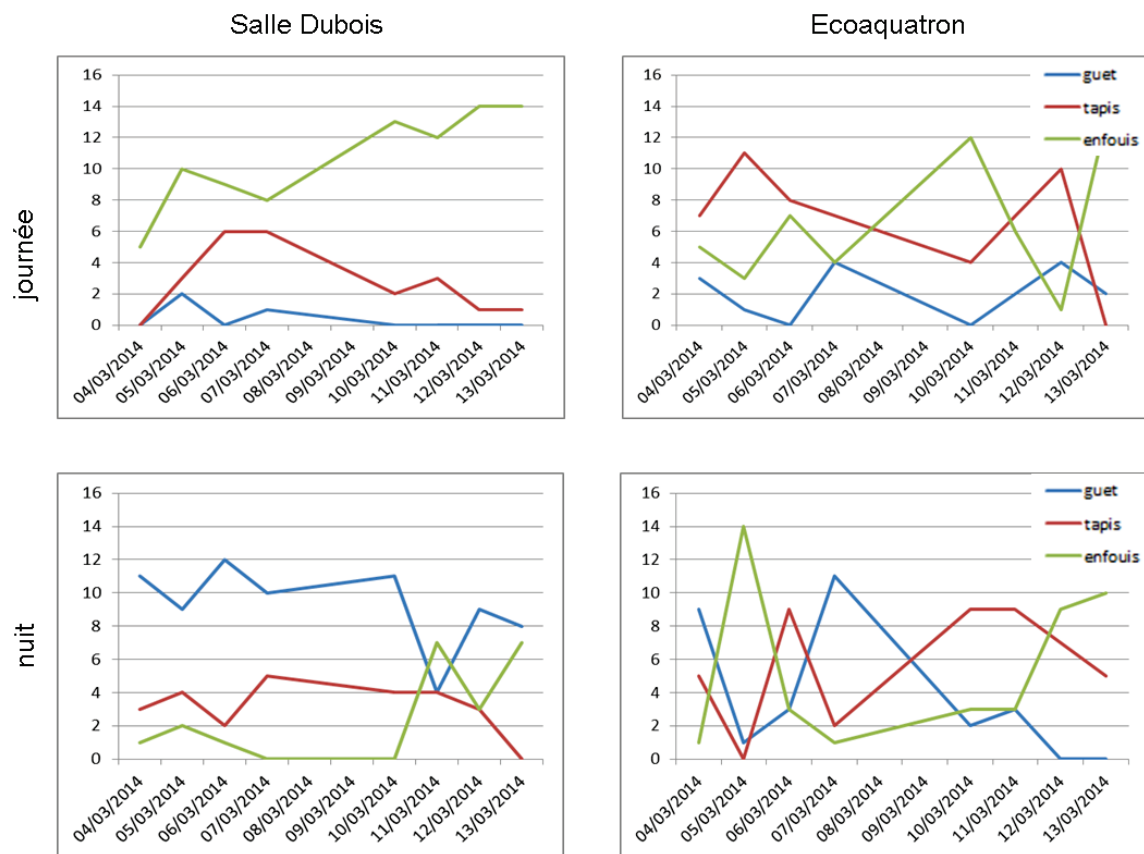


FIGURE 40 – Evolution du comportement en fonction du temps et du lieu de stabulation

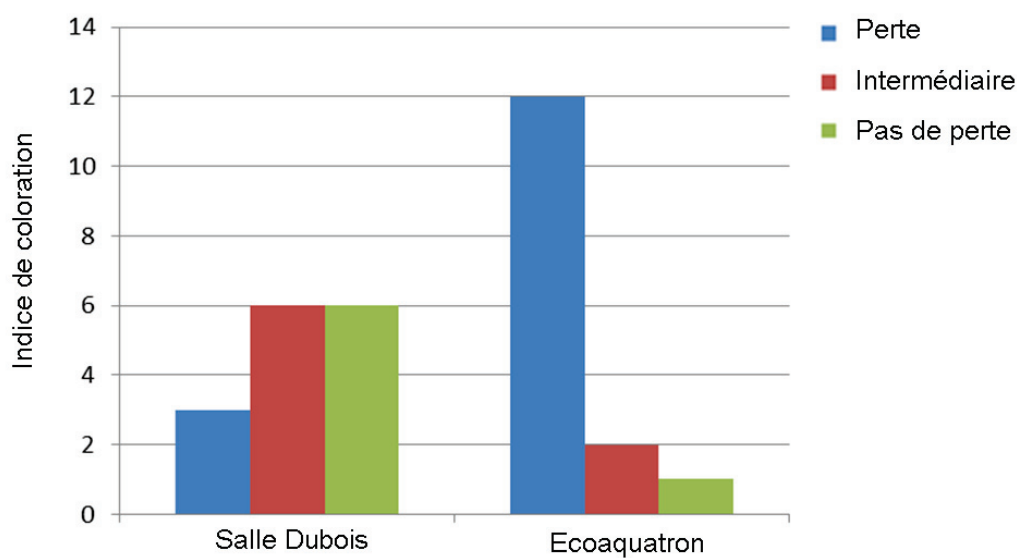


FIGURE 41 – Evolution du comportement en fonction du temps et du lieu de stabulation

Discussion

Les taux importants de corticostérone mesurés lors du premier échantillonnage (Figure 38) révèlent les effets stressants de la capture et du transport sur les crapauds, ainsi qu'un possible temps d'adaptation aux nouvelles conditions de stabulation. Après deux semaines, la quantité moyenne d'hormone de stress a diminué et est similaire pour des deux conditions de stabulation. Ces résultats révèlent que les deux conditions de stabulation ont des influences comparables sur le niveau de stress des individus.

Les conditions de stabulation influencent cependant les rythmes journaliers. En effet, les rythmes journaliers sont fortement impactés dans l'Ecoaquatron où on observe une absence d'organisation temporelle de ces comportements (Figure 40). Les rythmes journaliers sont peu impactés dans la salle Dubois puisque la majorité des individus font le guet la nuit et sont enfouis pendant la journée.

Le suivi comportemental révèle également que les conditions de stabulation dans l'Ecoaquatron impactent également la motivation à la reproduction. En effet, le nombre d'individus en position de guet est plus faible qu'en salle Dubois et ce nombre diminue plus fortement et rapidement dans l'Ecoaquatron (Figure 40). Ces résultats sont en accord avec la disparition particulièrement importante des callosités nuptiales dans l'EcoAquatron (Figure 41) qui suggère une modification importante de l'état physiologique (Cunningham, 1927). Un suivi de la quantité de testostérone aurait permis d'évaluer de manière directe l'évolution du statut de reproduction des animaux. Ainsi, même si le niveau de stress n'est pas impacté, cette étude révèle que les conditions de stabulation de l'Ecoaquatron sont peu propices à l'étude des comportements associés à la reproduction, voire l'étude des comportements en général.

Le principal facteur susceptible d'expliquer ces modifications comportementales importantes est la température. Dans l'Ecoaquatron, la température est comprise entre 23°C et 24°C, contre 0°C à 10°C en conditions naturelles extérieures (Figure 42, Figure 43). Il règne donc dans l'Ecoaquatron des températures équivalentes au mois de mai ou juin dans l'écosystème naturel alors que les expériences ont été réalisées en février. Il est donc probable que cette augmentation brutale de température ait induit une fin précoce de la période de reproduction. La perte de poids plus importante observée dans l'Ecoaquatron pourrait également être liée à ces températures élevées puisqu'une hausse de température produit une augmentation du métabolisme chez les animaux. La perte

des cycles circadiens peut également être liée à la température puisque celle-ci joue un rôle important dans le déclenchement des comportements cycliques (Aschoff 1981). L'absence de variations journalières de la température dans l'Ecoaquatron pourrait ainsi être responsable de la perturbation des cycles circadiens observée dans l'Ecoaquatron. La lumière pourrait également influencer les rythmes circadiens. En effet, l'absence de lever et de coucher de soleil progressif, ainsi que la présence d'un spectre de la lumière artificielle pourraient également influencer les cycles circadiens.

En conclusion, il semble que les conditions de stabulations en salle Dubois soient meilleures que celles de l'Ecoaquatron. Pour toute expérience portant sur le comportement, il est essentiel que les sujets restent dans le même état de motivation que celui observé lors de leur capture, sous peine de biaiser les expériences réalisées. Les crapauds en stabulation dans l'Ecoaquatron montrent une détérioration quasi-immédiate de leur comportement. La fenêtre temporelle permettant de réaliser des expériences sur ces individus est donc extrêmement courte et rapprochée du moment de la capture. Etant donné l'état de stress important des animaux révélé par le premier échantillonnage, il semble inapproprié de réaliser des expériences dans les jours suivant la capture. Cette structure est donc inadaptée à toute expérimentation sur les comportements associés à la reproduction chez le crapaud commun.

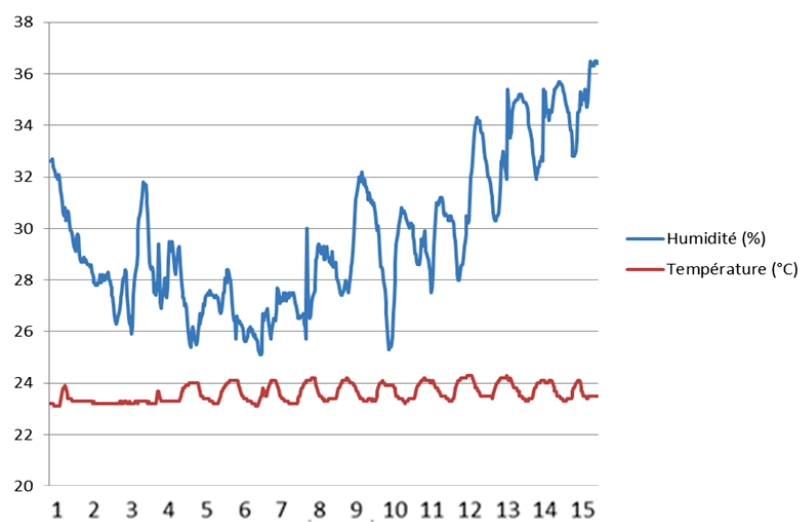


FIGURE 42 – Variations journalières de température et d'hygrométrie mesurées à l'Ecoaquatron pendant la période d'expérimentation

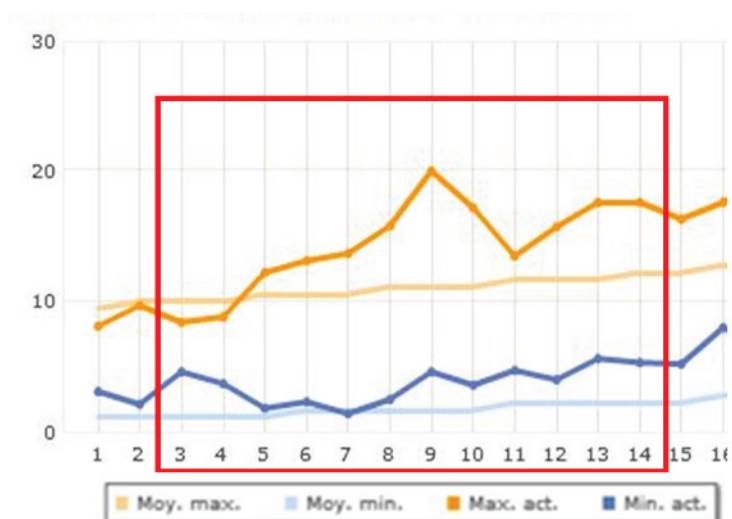


FIGURE 43 – Températures extérieures moyennes en février sur le site de Vernioz (Isère).

Bibliographie

- K. P. Able. The concepts and terminology of bird navigation. *Journal of Avian Biology*, 32(2) :174–183, 2001.
- K. P. Able and J. R. Belthoff. Rapid 'evolution' of migratory behaviour in the introduced house finch of eastern North America. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 265(1410) :2063–2071, 1998.
- K. Adler and D. H. Taylor. Toad orientation : variability of response and its relationship to individuality and environmental parameters. *Journal of comparative physiology*, 144(1) :45–51, 1981.
- P. Ahlroth, R. V. Alatalo, and J. Suhonen. Reduced dispersal propensity in the wingless waterstrider *Aquarius najas* in a highly fragmented landscape. *Oecologia*, 162(2) : 323–330, 2010.
- J. Alcock. Territorial Behavior by Males of *Philanthus Multimaculatus* (Hymenoptera-Sphecidae) with a Review of Territoriality in Male Sphecids. *Animal Behaviour*, 23(NOV) :889, 1975.
- J. Arendt and D. Reznick. Convergence and parallelism reconsidered : what have we learned about the genetics of adaptation? *Trends in Ecology & Evolution*, 23(1) :26–32, 2008.
- J. Aschoff. Circadian control of body temperature. *Journal of thermal Biology*, 8(1) : 143–147, 1983.
- A. G. Auffret, J. Plue, and S. A. O. Cousins. The spatial and temporal components of functional connectivity in fragmented landscapes. *Ambio*, 44 :S51–S59, 2015.
- M. A. Baars. Patterns of Movement of Radioactive Carabid Beetles. *Oecologia*, 44(1) : 125–140, 1979.

- M. Baguette. Long distance dispersal and landscape occupancy in a metapopulation of the cranberry fritillary butterfly. *Ecography*, 26(2) :153–160, 2003.
- M. Baguette and H. Van Dyck. Landscape connectivity and animal behavior : functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology*, 22(8) :1117–1129, 2007.
- M. Baguette, G. Mennechez, S. Petit, and N. Schtickzelle. Effect of habitat fragmentation on dispersal in the butterfly *Proclossiana eunomia*. *Comptes Rendus Biologies*, 326 : 200–209, 2003.
- M. Baguette, D. Legrand, H. Fréville, and H. Van Dyck. Evolutionary ecology of dispersal in fragmented landscape. In J. Clobert, M. Baguette, T. Benton, and J. Bullock, editors, *Dispersal : Ecology and Evolution*, pages 381–391. Oxford University Press, 2012.
- G. H. Baker. *The distribution and dispersal of the introduced millipede, Ommatoiulus moreletii (Diplopoda : Iulidae), in Australia*, volume 185. Wiley Online Library, 1978.
- M. B. Baker and S. Rao. Incremental costs and benefits shape natal dispersal : Theory and example with *Hemilepistus reaumuri*. *Ecology*, 85(4) :1039–1051, 2004.
- T. C. M. Bakker. Aggressiveness in sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus L.*) : a behaviour-genetic study. *Behaviour*, 98(1) :1–144, 1986.
- J. Balbontin, A. P. Moller, I. G. Hermosell, A. Marzal, M. Reviriego, and F. de Lope. Geographic patterns of natal dispersal in barn swallows *Hirundo rustica* from Denmark and Spain. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(8) :1197–1205, 2009.
- J. P. Balcombe, N. D. Barnard, and C. Sandusky. Laboratory routines cause animal stress. *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science*, 43(6) :42–51, 2004.
- E. Batschelet. *Circular statistics in biology*, volume 111. Academic press London, 1981.
- C. S. Bazelet and M. J. Samways. Habitat quality of grassland fragments affects dispersal ability of a mobile grasshopper, *Ornithacris cyanea* (Orthoptera : Acrididae). *African Entomology*, 22(4) :714–725, 2014.
- S. Bearhop, W. Fiedler, R. W. Furness, S. C. Votier, S. Waldron, J. Newton, G. J. Bowen, P. Berthold, and K. Farnsworth. Assortative mating as a mechanism for rapid evolution of a migratory divide. *Science*, 310(5747) :502–504, 2005.

- C. W. Beck and J. D. Congdon. Effects of age and size at metamorphosis on performance and metabolic rates of Southern Toad, *Bufo terrestris*, metamorphs. *Functional Ecology*, 14(1) :32–38, 2000.
- C. G. Becker, C. R. Fonseca, C. F. B. Haddad, R. F. Batista, and P. I. Prado. Habitat split and the global decline of amphibians. *Science*, 318(5857) :1775–1777, 2007.
- T. J. C. Beebee. Conservation genetics of amphibians. *Heredity*, 95(6) :423–427, 2005.
- S. Begall, J. Cervený, J. Neef, O. Vojtech, and H. Burda. Magnetic alignment in grazing and resting cattle and deer. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(36) :13451–13455, 2008.
- S. Begall, E. P. Malkemper, J. Cervený, P. Nemec, and H. Burda. Magnetic alignment in mammals and other animals. *Mammalian Biology*, 78(1) :10–20, 2013.
- M. Belisle. Measuring landscape connectivity : The challenge of behavioral landscape ecology. *Ecology*, 86(8) :1988–1995, 2005.
- M. Belisle, A. Desrochers, and M. J. Fortin. Influence of forest cover on the movements of forest birds : A homing experiment. *Ecology*, 82(7) :1893–1904, 2001.
- A. M. Bell. Evolutionary biology : animal personalities. *Nature*, 447(7144) :539–540, 2007.
- A. M. Bell and J. A. Stamps. Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour*, 68(6) :1339–1348, 2004.
- J. R. Belthoff and J. R. Alfred M Dufty. Corticosterone, body condition and locomotor activity : a model for dispersal in screech-owls. *Animal Behaviour*, 55(2) :405–415, 1998.
- R. A. Bergl and L. Vigilant. Genetic analysis reveals population structure and recent migration within the highly fragmented range of the Cross River gorilla (*Gorilla gorilla diehli*). *Molecular Ecology*, 16(3) :501–516, 2007.
- P. Berthold, A. J. Helbig, G. Mohr, and U. Querner. Rapid Microevolution of Migratory Behavior in a Wild Bird Species. *Nature*, 360(6405) :668–670, 1992a.
- P. Berthold, A. J. Helbig, G. Mohr, and U. Querner. Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature*, 360(6405) :668–670, 1992b.

- K. Berwaerts, H. Van Dyck, S. Van Dongen, and E. Matthysen. Morphological and genetic variation in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.) among differently fragmented landscapes. *Netherlands Journal of Zoology*, 48(3) :241–253, 1997.
- M. G. Betts, K. J. Gutzwiller, M. J. Smith, W. D. Robinson, and A. S. Hadley. Improving inferences about functional connectivity from animal translocation experiments. *Landscape Ecology*, 30(4) :585–593, 2015.
- J. Blondel, P. C. Dias, P. Perret, M. Maistre, and M. M. Lambrechts. Selection-based biodiversity at a small spatial scale in a low-dispersing insular bird. *Science*, 285(5432) : 1399–1402, 1999.
- M. W. Boes and M. F. Benard. Carry-Over Effects in Nature : Effects of Canopy Cover and Individual Pond on Size, Shape, and Locomotor Performance of Metamorphosing Wood Frogs. *Copeia*, 2013(4) :717–722, 2013.
- V. Bokony, A. Kulcsar, Z. Toth, and A. Liker. Personality traits and behavioral syndromes in differently urbanized populations of house sparrows (*Passer domesticus*). *PLoS One*, 7(5) :e36639–e36639, 2012.
- D. Bonte and E. de la Pena. Evolution of body condition-dependent dispersal in metapopulations. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(6) :1242–1251, 2009.
- D. Bonte, L. Lens, and J.-P. Maelfait. Lack of homeward orientation and increased mobility result in high emigration rates from low quality fragments in a dune wolf spider. *Journal of Animal Ecology*, 73(4) :643–650, 2004.
- D. Bonte, J. Vanden Borre, L. Lens, and J. P. Maelfait. Geographical variation in wolf spider dispersal behaviour is related to landscape structure. *Animal Behaviour*, 72 : 655–662, 2006.
- D. Bonte, H. Van Dyck, J. M. Bullock, A. Coulon, M. Delgado, M. Gibbs, V. Lehouck, E. Matthysen, K. Mustin, M. Saastamoinen, N. Schtickzelle, V. M. Stevens, S. Vandewoestijne, M. Baguette, K. Barton, T. G. Benton, A. Chaput-Bardy, J. Clobert, C. Dytham, T. Hovestadt, C. M. Meier, S. C. F. Palmer, C. Turlure, and J. M. J. Travis. Costs of dispersal. *Biological Reviews*, 87(2) :290–312, 2012.

- J. W. Boughman, H. D. Rundle, and D. Schluter. Parallel evolution of sexual isolation in sticklebacks. *Evolution*, 59(2) :361–373, 2005.
- E. G. Boulding and T. Hay. Genetic and demographic parameters determining population persistence after a discrete change in the environment. *Heredity*, 86(3) :313–324, 2001.
- D. E. Bowler and T. G. Benton. Causes and consequences of animal dispersal strategies : relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, 80(2) :205–225, 2005.
- E. G. Brede, G. Rowe, J. Trojanowski, and T. J. C. Beebee. Polymerase chain reaction primers for microsatellite loci in the common toad *Bufo bufo*. *Molecular Ecology Notes*, 1(4) :308–310, 2001.
- T. Brodin, M. I. Lind, M. K. Wiberg, and F. Johansson. Personality trait differences between mainland and island populations in the common frog (*Rana temporaria*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(1) :135–143, 2013.
- T. Broquet, L. Berset-Braendli, G. Emaresi, and L. Fumagalli. Buccal swabs allow efficient and reliable microsatellite genotyping in amphibians. *Conservation Genetics*, 8(2) : 509–511, 2007.
- N. C. Brouwers and A. C. Newton. The influence of barriers and orientation on the dispersal ability of wood cricket (*Nemobius sylvestris*)(Orthoptera : Gryllidae). *Journal of insect conservation*, 14(3) :313–317, 2010.
- G. P. Brown, B. L. Phillips, and R. Shine. Directional dispersal has not evolved during the cane toad invasion. *Functional Ecology*, 2014.
- J. M. Calabrese and W. F. Fagan. A comparison-shopper’s guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(10) :529–536, 2004.
- E. Cam, J. Y. Monnat, and J. E. Hines. Long-term fitness consequences of early conditions in the kittiwake. *Journal of Animal Ecology*, 72(3) :411–424, 2003.
- S. P. Carroll, A. P. Hendry, D. N. Reznick, and C. W. Fox. Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology*, 21(3) :387–393, 2007.
- G. Casella. *Statistical design*. Springer Science & Business Media, 2008.

- A. J. Cease, D. I. Lutterschmidt, and R. T. Mason. Corticosterone and the transition from courtship behavior to dispersal in male red-sided garter snakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*). *General and comparative endocrinology*, 150(1) :124–131, 2007.
- A. Chaput-Bardy, A. Grégoire, M. Baguette, A. Pagano, and J. Secondi. Condition and phenotype-dependent dispersal in a damselfly, *Calopteryx splendens*. *PloS one*, 5(5) : e10694, 2010.
- N. D. Chelgren, D. K. Rosenberg, S. S. Heppell, and A. I. Gitelman. Carryover aquatic effects on survival of metamorphic frogs during pond emigration. *Ecological Applications*, 16(1) :250–261, 2006.
- P. O. Cheptou, O. Carrue, S. Rouifed, and A. Cantarel. Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *Crepis sancta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(10) :3796–3799, 2008.
- B. B. Cline and M. L. Hunter. Different open- canopy vegetation types affect matrix permeability for a dispersing forest amphibian. *Journal of Applied Ecology*, 51(2) : 319–329, 2014.
- J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols. *Dispersal*. Oxford University Press, New York, 2001.
- J. Clobert, R. A. Ims, and F. Rousset. Causes, mechanisms and consequences of dispersal. In I. A. Hanski and O. E. Gaggiotti, editors, *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*, pages 307–335. Academic Press, 2004a.
- J. Clobert, J. F. Le Galliard, J. Cote, S. Meylan, and M. Massot. *Causes, Mechanisms and Consequences of Dispersal*. Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations. Academic Press, London, 2004b.
- J. Clobert, L. Galliard, J. Cote, S. Meylan, and M. Massot. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology letters*, 12(3) :197–209, 2009.
- J. Clobert, M. Baguette, T. G. Benton, J. M. Bullock, and S. Ducatez. *Dispersal ecology and evolution*. Oxford University Press, 2012.

- H. N. Comins, W. D. Hamilton, and R. M. May. Evolutionarily Stable Dispersal Strategies. *Journal of Theoretical Biology*, 82(2) :205–230, 1980.
- L. Conradt, E. J. Bodsworth, T. J. Roper, and C. D. Thomas. Non-random dispersal in the butterfly *Maniola jurtina* : implications for metapopulation models. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 267(1452) :1505–1510, 2000.
- A. J. Corcoran and N. I. Hristov. Convergent evolution of anti-bat sounds. *Journal of Comparative Physiology A*, 200(9) :811–821, 2014.
- J. Cote, A. Dreiss, and J. Clobert. Social personality trait and fitness. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 275(1653) :2851–2858, 2008.
- J. Cote, J. Clobert, T. Brodin, S. Fogarty, and A. Sih. Personality-dependent dispersal : characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 365(1560) : 4065–4076, 2010a.
- J. Cote, S. Fogarty, K. Weinersmith, T. Brodin, and A. Sih. Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 277(1687) :1571–1579, 2010b.
- A. Coulon, J. F. Cosson, J. M. Angibault, B. Cargnelutti, M. Galan, N. Morellet, E. Petit, S. Aulagnier, and A. J. M. Hewison. Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape : an individual-based approach. *Molecular ecology*, 13(9) :2841–2850, 2004.
- V. Courtillot, G. Hulot, M. Alexandrescu, J.-L. Mouë, and J. L. Kirschvink. Sensitivity and evolution of sea-turtle magnetoreception : observations, modelling and constraints from geomagnetic secular variation. *Terra Nova*, 9(5-6) :203–207, 1997.
- S. Cristofoli, A. Monty, and G. Mahy. Historical landscape structure affects plant species richness in wet heathlands with complex landscape dynamics. *Landscape and Urban Planning*, 98(2) :92–98, 2010.
- J. Cunningham. On the nuptial callosities of frogs and toads from the lamarckian point of view. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, 36(246) :431–437, 1927.

- S. A. Cushman. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians : A review and prospectus. *Biological Conservation*, 128(2) :231–240, 2006.
- S. A. Cushman, K. S. McKelvey, J. Hayden, and M. K. Schwartz. Gene flow in complex landscapes : Testing multiple hypotheses with causal modeling. *American Naturalist*, 168(4) :486–499, 2006.
- M. Dahirel, E. Olivier, A. Guiller, M.-C. Martin, L. Madec, and A. Ansart. Movement propensity and ability correlate with ecological specialization in European land snails : comparative analysis of a dispersal syndrome. *Journal of Animal Ecology*, 84(1) : 228–238, 2015.
- C. Darwin. On the origins of species by means of natural selection. *London : Murray*, page 247, 1859.
- D. M. Debinski and R. D. Holt. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*, 14(2) :342–355, 2000.
- M. del Mar Delgado, I. I. Ratikainen, and H. Kokko. Inertia : the discrepancy between individual and common good in dispersal and prospecting behaviour. *Biological Reviews*, 86(3) :717–732, 2010.
- M. d. M. Delgado, K. A. Barto, D. Bonte, and J. M. J. Travis. Prospecting and dispersal : their eco-evolutionary dynamics and implications for population patterns. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 281(1778) :20132851, 2014.
- K. E. Delmore and D. E. Irwin. Hybrid songbirds employ intermediate routes in a migratory divide. *Ecology Letters*, 17(10) :1211–1218, 2014.
- A. Desrochers. Morphological response of songbirds to 100 years of landscape change in North America. *Ecology*, 91(6) :1577–1582, 2010.
- M. E. Deutschlander, S. C. Borland, and J. B. Phillips. Extraocular magnetic compass in newts. *Nature*, 400(6742) :324–325, 1999.
- J. F. Diego-Rasilla and R. M. Luengo. Celestial orientation in the marbled newt (*Triturus marmoratus*). *Journal of Ethology*, 20(2) :137–141, 2002.

- N. J. Dingemanse, C. Both, P. J. Drent, K. Van Oers, and A. J. Van Noordwijk. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour*, 64(6) :929–938, 2002.
- N. J. Dingemanse, C. Both, A. J. van Noordwijk, A. L. Rutten, and P. J. Drent. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 270(1516) :741–747, 2003.
- N. J. Dingemanse, A. J. N. Kazem, D. Réale, and J. Wright. Behavioural reaction norms : animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(2) : 81–89, 2009.
- H. Dingle. *Migration : The Biology of Life on the Move*. Oxford University Press, 1996.
- H. Dingle and V. A. Drake. What is migration? *Bioscience*, 57(2) :113–121, 2007.
- M. Dixo, J. P. Metzger, J. S. Morgante, and K. R. Zamudio. Habitat fragmentation reduces genetic diversity and connectivity among toad populations in the Brazilian Atlantic Coastal Forest. *Biological Conservation*, 142(8) :1560–1569, 2009.
- B. Doligez and T. Pärt. Estimating fitness consequences of dispersal : a road to know where? Non-random dispersal and the underestimation of dispersers’ fitness. *Journal of Animal Ecology*, 77(6) :1199–1211, 2008.
- C. P. Doncaster, C. Rondinini, and P. C. D. Johnson. Field test for environmental correlates of dispersal in hedgehogs *Erinaceus europaeus*. *Journal of Animal Ecology*, 70(1) :33–46, 2001.
- P. J. Drent, K. van Oers, and A. J. van Noordwijk. Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 270(1510) :45–51, 2003.
- S. Ducatez, D. Legrand, A. Chaput-Bardy, V. M. Stevens, H. Freville, and M. Baguette. Inter-individual variation in movement : is there a mobility syndrome in the large white butterfly *Pieris brassicae*? *Ecological Entomology*, 37(5) :377–385, 2012.
- P. Edelaar, A. M. Siepielski, and J. Clobert. Matching habitat choice causes directed gene flow : a neglected dimension in evolution and ecology. *Evolution*, 62(10) :2462–2472, 2008.

- D. J. Ellerby, I. L. Y. Spierts, and J. D. Altringham. Slow muscle power output of yellow- and silver-phase European eels (*Anguilla anguilla* L.) : Changes in muscle performance prior to migration. *Journal of Experimental Biology*, 204(7) :1369–1379, 2001.
- S. Engels, N.-L. Schneider, N. Lefeldt, C. M. Hein, M. Zapka, A. Michalik, D. Elbers, A. Kittel, P. Hore, and H. Mouritsen. Anthropogenic electromagnetic noise disrupts magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature*, 509(7500) :353–356, 2014.
- L. Fahrig. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34 :487–515, 2003.
- L. Fahrig. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology*, 21(6) :1003–1015, 2007.
- S. Ferrari, D. Benhaïm, T. Colchen, B. Chatain, and M.-L. Bégout. First links between self-feeding behaviour and personality traits in European seabass, *Dicentrarchus labrax*. *Applied Animal Behaviour Science*, 161 :131–141, 2014.
- G. F. Ficetola and F. De Bernardi. Trade-off between larval development rate and post-metamorphic traits in the frog *Rana latastei*. *Evolutionary Ecology*, 20(2) :143–158, 2006.
- A. E. Fidler, K. van Oers, P. J. Drent, S. Kuhn, J. C. Mueller, and B. Kempenaers. Drd4 gene polymorphisms are associated with personality variation in a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274(1619) :1685–1691, 2007.
- J. Fischer and D. B. Lindenmayer. Landscape modification and habitat fragmentation : a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16(3) :265–280, 2007.
- N. Fisher. Statistical analysis of circular data (cambridge up, cambridge, uk). 1993.
- N. I. Fisher. *Statistical analysis of circular data*. Cambridge University Press, 1995.
- N. I. Fisher and P. Hall. Bootstrap confidence regions for directional data. *Journal of the American Statistical Association*, 84(408) :996–1002, 1989.
- E. A. Flaherty, W. P. Smith, S. Pyare, and M. Ben-David. Experimental trials of the Northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus*) traversing managed rainforest landscapes : perceptual range and fine-scale movements. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 86(9) :1050–1058, 2008.

- R. J. Fletcher, C. W. Maxwell, J. E. Andrews, and W. L. Helmey-Hartman. Signal detection theory clarifies the concept of perceptual range and its relevance to landscape connectivity. *Landscape Ecology*, 28(1) :57–67, 2013.
- J. A. Foley, R. DeFries, G. P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. R. Carpenter, F. S. Chapin, M. T. Coe, G. C. Daily, and H. K. Gibbs. Global consequences of land use. *science*, 309(5734) :570–574, 2005.
- D. A. Follmann and M. A. Proschan. A simple permutation-type method for testing circular uniformity with correlated angular measurements. *Biometrics*, 55(3) :782–791, 1999.
- G. Forero-Medina and M. V. Vieira. Perception of a fragmented landscape by neotropical marsupials : effects of body mass and environmental variables. *Journal of Tropical Ecology*, 25 :53–62, 2009.
- R. T. T. Forman. Some General-Principles of Landscape and Regional Ecology. *Landscape Ecology*, 10(3) :133–142, 1995.
- J. Foster and M. S. Gaines. The Effects of a Successional Habitat Mosaic on a Small Mammal Community. *Ecology*, 72(4) :1358–1373, 1991.
- R. Frankham. Conservation genetics. *Annual review of genetics*, 29(1) :305–327, 1995.
- D. J. Fraser, C. Lippe, and L. Bernatchez. Consequences of unequal population size, asymmetric gene flow and sex-biased dispersal on population structure in brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Molecular Ecology*, 13(1) :67–80, 2004.
- M. J. Freake and J. B. Phillips. Light-dependent shift in bullfrog tadpole magnetic compass orientation : Evidence for a common magnetoreception mechanism in anuran and urodele amphibians. *Ethology*, 111(3) :241–254, 2005.
- A. Friedman and N. Perrimon. Genetic screening for signal transduction in the era of network biology. *Cell*, 128(2) :225–231, 2007.
- M. J. Fuxjager, K. R. Davidoff, L. A. Mangiamele, and K. J. Lohmann. The geomagnetic environment in which sea turtle eggs incubate affects subsequent magnetic navigation behaviour of hatchlings. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 281(1791) :20141218, 2014.

- D. Garant, L. E. B. Kruuk, T. A. Wilkin, R. H. McCleery, and B. C. Sheldon. Evolution driven by differential dispersal within a wild bird population. *Nature*, 433(7021) :60–65, 2005.
- D. Garant, S. E. Forde, and A. P. Hendry. The multifarious effects of dispersal and gene flow on contemporary adaptation. *Functional Ecology*, 21(3) :434–443, 2007.
- M. Gibbs, C. J. Breuker, and H. Van Dyck. Flight during oviposition reduces maternal egg provisioning and influences offspring development in *Pararge aegeria* L. *Physiological Entomology*, 35(1) :29–39, 2010.
- S. P. Gittins. The breeding migration of the Common toad (*Bufo bufo*) to a pond in mid-Wales. *Journal of Zoology*, 199(4) :555–562, 1983a.
- S. P. Gittins. Population dynamics of the common toad (*Bufo bufo*) at the lake in mid-wales. *Journal of Animal Ecology*, 52(3) :981–988, 1983b.
- G. S. M. Gomez and H. Van Dyck. Ecotypic differentiation between urban and rural populations of the grasshopper *Chorthippus brunneus* relative to climate and habitat fragmentation. *Oecologia*, 169(1) :125–133, 2012.
- B. J. Goodwin and L. Fahrig. Effect of landscape structure on the movement behaviour of a specialized goldenrod beetle, *Trirhabda borealis*. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 80(1) :24–35, 2002.
- K. L. Gosner. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16 :183–190, 1960.
- J. Goudet. *FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9. 3)*. 2001.
- J. L. Gould. Sensory bases of navigation. *Current Biology*, 8(20) :R731–R738, 1998.
- J. L. Gould. Animal navigation : the evolution of magnetic orientation. *Current Biology*, 18(11) :R482–R484, 2008.
- D. Grant, O. Anderson, and V. Twitty. Homing Orientation by Olfaction in Newts (*Taricha Rivularis*). *Science*, 160(3834) :1354–1356, 1968.

- C. R. Haag, M. Saastamoinen, J. H. Marden, and I. Hanski. A candidate locus for variation in dispersal rate in a butterfly metapopulation. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272(1580) :2449–2456, 2005.
- T. Haag, A. S. Santos, D. A. Sana, R. G. Morato, L. Cullen Jr, P. G. Crawshaw Jr, C. De Angelo, M. S. Di Bitetti, F. M. Salzano, and E. Eizirik. The effect of habitat fragmentation on the genetic structure of a top predator : loss of diversity and high differentiation among remnant populations of Atlantic Forest jaguars (*Panthera onca*). *Molecular Ecology*, 19(22) :4906–4921, 2010.
- J. C. Habel, M. Husemann, T. Schmitt, L. Dapporto, D. Rödder, and S. Vandewoestijne. A forest butterfly in Sahara desert oases : isolation does not matter. *Journal of Heredity*, page ess092, 2012.
- A. J. Hamer and M. J. McDonnell. Amphibian ecology and conservation in the urbanising world : A review. *Biological Conservation*, 141(10) :2432–2449, 2008.
- W. D. Hamilton and R. M. May. Dispersal in Stable Habitats. *Nature*, 269(5629) :578–581, 1977.
- I. Hanski, C. Erälahti, M. Kankare, O. Ovaskainen, and H. Sirén. Variation in migration propensity among individuals maintained by landscape structure. *Ecology Letters*, 7(10) :958–966, 2004.
- A. Hargeby, J. Johansson, and J. Ahnesjö. Habitat-specific pigmentation in a freshwater isopod : adaptive evolution over a small spatiotemporal scale. *Evolution*, 58(1) :81–94, 2004.
- V. Hart, T. Kusta, P. Nemec, V. Blahova, M. Jezek, P. Novakova, S. Begall, J. Cerveny, V. Hanzal, E. P. Malkemper, K. Stipek, C. Vole, and H. Burda. Magnetic Alignment in Carps : Evidence from the Czech Christmas Fish Market. *Plos One*, 7(12) :7, 2012.
- T. Hartel, S. Nemes, L. Demeter, and K. Oellerer. Pond and landscape characteristics - which is more important for common toads (*Bufo bufo*) ? A case study from central Romania. *Applied Herpetology*, 5(1) :1–12, 2008.
- R. S. Hawley and W. D. Gilliland. Sometimes the result is not the answer : the truths

- and the lies that come from using the complementation test. *Genetics*, 174(1) :5–15, 2006.
- P. W. Hedrick. Gene flow and genetic restoration : the Florida panther as a case study. *Conservation Biology*, 9(5) :996–1007, 1995.
- S. Hein, H. J. Poethke, and T. Hovestadt. Computer-generated null models as an approach to detect perceptual range in mark-re-sight studies - an example with grasshoppers. *Ecological Entomology*, 30(2) :225–233, 2005.
- M. Heino and I. Hanski. Evolution of migration rate in a spatially realistic metapopulation model. *American Naturalist*, 157(5) :495–511, 2001.
- A. J. Helbig. Inheritance of Migratory Direction in a Bird Species - a Cross-Breeding Experiment with Se-Migrating and Sw-Migrating Blackcaps (*Sylvia Atricapilla*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28(1) :9–12, 1991.
- A. P. Hendry and M. T. Kinnison. Perspective : The pace of modern life : Measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution*, 53(6) :1637–1653, 1999.
- S. P. Hitchings and T. J. C. Beebee. Loss of genetic diversity and fitness in common toad (*Bufo bufo*) populations isolated by inimical habitat. *Journal of Evolutionary Biology*, 11(3) :269–283, 1998.
- H. E. Hoekstra, R. J. Hirschmann, R. A. Bunday, P. A. Insel, and J. P. Crossland. A single amino acid mutation contributes to adaptive beach mouse color pattern. *Science*, 313(5783) :101–104, 2006.
- T. S. Hoffmeister, L. E. M. Vet, A. Biere, K. Holsinger, and J. Filser. Ecological and evolutionary consequences of biological invasion and habitat fragmentation. *Ecosystems*, 8(6) :657–667, 2005.
- K. E. Holekamp. Proximal causes of natal dispersal in Belding’s ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). *Ecological Monographs*, pages 365–391, 1986.
- R. B. Huey, A. E. Dunham, K. L. Overall, and R. A. Newman. Variation in Locomotor Performance in Demographically Known Populations of the Lizard *Sceloporus Merriami*. *Physiological Zoology*, 63(5) :845–872, 1990.

- M. D. Hunter. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology*, 4(3) :159–166, 2002.
- A. Ibarra-Macias, W. D. Robinson, and M. S. Gaines. Experimental evaluation of bird movements in a fragmented Neotropical landscape. *Biological Conservation*, 144(2) : 703–712, 2011.
- D. E. Irwin and J. H. Irwin. Siberian migratory divides. *Birds of two worlds : the ecology and evolution of migration*, pages 27–40, 2005.
- D. S. Jachowski, R. Slotow, and J. J. Millspaugh. Corridor use and streaking behavior by African elephants in relation to physiological state. *Biological conservation*, 167 : 276–282, 2013.
- A. Janin. *Evaluer la connectivité en paysage fragmentés : de l’écologie comportementale à la biologie de la conservation*. PhD thesis, Université Claude Bernard-Lyon I, 2010.
- A. Janin, J. P. Lena, N. Ray, C. Delacourt, P. Allemand, and P. Joly. Assessing landscape connectivity with calibrated cost-distance modelling : predicting common toad distribution in a context of spreading agriculture. *Journal of Applied Ecology*, 46 (4) :833–841, 2009.
- A. Janin, J. P. Lena, and P. Joly. Beyond occurrence : Body condition and stress hormone as integrative indicators of habitat availability and fragmentation in the common toad. *Biological Conservation*, 144(3) :1008–1016, 2011.
- A. Janin, J. P. Lena, S. Deblois, and P. Joly. Use of Stress-Hormone Levels and Habitat Selection to Assess Functional Connectivity of a Landscape for an Amphibian. *Conservation Biology*, 26(5) :923–931, 2012a.
- A. Janin, J. P. Lena, and P. Joly. Habitat fragmentation affects movement behavior of migrating juvenile common toads. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(9) : 1351–1356, 2012b.
- F. Johansson, B. Lederer, and M. I. Lind. Trait performance correlations across life stages under environmental stress conditions in the common frog, *Rana temporaria*. *PLoS One*, 5(7) :e11680, 2010.

- M. Johansson, C. R. Primmer, and J. Merilä. Does habitat fragmentation reduce fitness and adaptability? A case study of the common frog (*Rana temporaria*). *Molecular Ecology*, 16(13) :2693–2700, 2007.
- S. Johnsen and K. J. Lohmann. The physics and neurobiology of magnetoreception. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(9) :703–712, 2005.
- C. J. Johnson, K. L. Parker, D. C. Heard, and M. P. Gillingham. Movement parameters of ungulates and scale-specific responses to the environment. *Journal of Animal Ecology*, 71(2) :225–235, 2002.
- J. C. Johnson and A. Sih. Fear, food, sex and parental care : a syndrome of boldness in the fishing spider, *Dolomedes triton*. *Animal Behaviour*, 74(5) :1131–1138, 2007.
- M. L. Johnson and M. S. Gaines. Evolution of dispersal : theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual review of ecology and systematics*, pages 449–480, 1990.
- T. A. Jones. MATLAB functions to analyze directional (azimuthal) data - I : Single-sample inference. *Computers & Geosciences*, 32(2) :166–175, 2006.
- I. D. Jonsen and P. D. Taylor. Fine-scale movement behaviors of calopterygid damselflies are influenced by landscape structure : an experimental manipulation. *Oikos*, 88(3) : 553–562, 2000.
- V. Kapos. Effects of Isolation on the Water Status of Forest Patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 5 :173–185, 1989.
- T. J. Kawecki and D. Ebert. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology letters*, 7 (12) :1225–1241, 2004.
- C. N. Keiser and J. N. Pruitt. Personality composition is more important than group size in determining collective foraging behaviour in the wild. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 281(1796) :20141424, 2014.
- B. S. Khatri, T. C. B. McLeish, and R. P. Sear. Statistical mechanics of convergent evolution in spatial patterning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106 (24) :9564–9569, 2009.

- M. T. Kinnison and A. P. Hendry. The pace of modern life II : from rates of contemporary microevolution to pattern and process. In *Microevolution Rate, Pattern, Process*, pages 145–164. Springer, 2001.
- J. L. Kirschvink. Uniform magnetic fields and double-wrapped coil systems : improved techniques for the design of bioelectromagnetic experiments. *Bioelectromagnetics*, 13(5) :401–411, 1992.
- P. L. Klerks and J. S. Levinton. Rapid evolution of metal resistance in a benthic oligochaete inhabiting a metal-polluted site. *The Biological Bulletin*, 176(2) :135–141, 1989.
- H. Kokko and A. Lopez-Sepulcre. From individual dispersal to species ranges : perspectives for a changing world. *Science*, 313(5788) :789–791, 2006.
- P. Korsten, J. C. Mueller, C. Hermannstadter, K. M. Bouwman, N. J. Dingemanse, P. J. Drent, M. Liedvogel, E. Matthysen, K. van Oers, T. van Overveld, S. C. Patrick, J. L. Quinn, B. C. Sheldon, J. M. Tinbergen, and B. Kempenaers. Association between DRD4 gene polymorphism and personality variation in great tits : a test across four wild populations. *Molecular Ecology*, 19(4) :832–843, 2010.
- D. Kuefler, B. Hudgens, N. M. Haddad, W. F. Morris, and N. Thurgate. The conflicting role of matrix habitats as conduits and barriers for dispersal. *Ecology*, 91(4) :944–950, 2010.
- L. Landler and G. Gollmann. Magnetic orientation of the Common Toad : establishing an arena approach for adult anurans. *Frontiers in Zoology*, 8, 2011.
- T. A. Langen and S. L. Vehrencamp. Ecological factors affecting group and territory size in White-throated Magpie-Jays. *Auk*, 115(2) :327–339, 1998.
- T. Lenormand. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4) :183–189, 2002.
- D. Lesbarreres, M. S. Fowler, A. Pagano, and T. Lode. Recovery of anuran community diversity following habitat replacement. *Journal of Applied Ecology*, 47(1) :148–156, 2010.

- M. Liedvogel, S. Akesson, and S. Bensch. The genetics of migration on the move. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(11) :561–569, 2012.
- K. J. Lohmann. Magnetic orientation by hatchling loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Journal of Experimental Biology*, 155(1) :37–49, 1991.
- K. J. Lohmann and C. M. F. Lohmann. Acquisition of Magnetic Directional Preference in Hatchling Loggerhead Sea-Turtles. *Journal of Experimental Biology*, 190 :1–8, 1994.
- K. J. Lohmann, S. D. Cain, S. A. Dodge, and C. M. F. Lohmann. Regional magnetic fields as navigational markers for sea turtles. *Science*, 294(5541) :364–366, 2001.
- K. J. Lohmann, C. M. F. Lohmann, and N. F. Putman. Magnetic maps in animals : nature’s GPS. *Journal of Experimental Biology*, 210(21) :3697–3705, 2007.
- K. J. Lohmann, N. F. Putman, and C. M. F. Lohmann. Geomagnetic imprinting : A unifying hypothesis of long-distance natal homing in salmon and sea turtles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49) : 19096–19101, 2008.
- K. J. Lohmann, N. F. Putman, and C. M. F. Lohmann. The magnetic map of hatchling loggerhead sea turtles. *Current Opinion in Neurobiology*, 22(2) :336–342, 2012.
- J. Loman and B. Lardner. Does pond quality limit frogs *Rana arvalis* and *Rana temporaria* in agricultural landscapes ? A field experiment. *Journal of Applied Ecology*, 43(4) : 690–700, 2006.
- S. Lopez, F. Rousset, F. H. Shaw, R. G. Shaw, and O. Ronce. Joint Effects of Inbreeding and Local Adaptation on the Evolution of Genetic Load after Fragmentation. *Conservation Biology*, 23(6) :1618–1627, 2009.
- S. Losada-Prado, B. Finegan, F. DeClerck, F. Casanoves, and J. Dunning. Home-Range Size of Chestnut-Backed Antbird (*Myrmeciza Exsul*) in Fragmented Landscapes in Southwestern Costa Rica. *Ornitologia Neotropical*, 25(1) :1–11, 2014.
- J. B. Losos, K. I. Warheit, and T. W. Schoener. Adaptive differentiation following experimental island colonization in Anolis lizards. *Nature*, 387(6628) :70–73, 1997.

- E. Luquet, P. David, J.-P. Lena, P. Joly, L. Konecny, C. Dufresnes, N. Perrin, and S. Plénet. Heterozygosity-fitness correlations among wild populations of European tree frog (*Hyla arborea*) detect fixation load. *Molecular ecology*, 20(9) :1877–1887, 2011.
- E. Luquet, J.-P. Léna, C. Miaud, and S. Plénet. Phenotypic divergence of the common toad (*Bufo bufo*) along an altitudinal gradient : evidence for local adaptation. *Heredity*, 114(1) :69–79, 2015.
- M. Lynch. The genetic interpretation of inbreeding depression and outbreeding depression. *Evolution*, pages 622–629, 1991.
- A. L. Mandrillon and P. Saglio. Herbicide exposure affects the chemical recognition of a non native predator in common toad tadpoles (*Bufo bufo*). *Chemoecology*, 17(1) :31–36, 2007.
- M. K. Marable, J. L. Belant, D. Godwin, and G. Wang. Effects of resource dispersion and site familiarity on movements of translocated wild turkeys on fragmented landscapes. *Behavioural processes*, 91(1) :119–124, 2012.
- C. R. Margules, G. A. Milkovits, and G. T. Smith. Constrasting effects of habitat fragmentation on the scorpion *Cercophonium Squama* and an amphipod. *Ecology*, 75(7) :2033–2042, 1994.
- J. Martin, W. M. Kitchens, and J. E. Hines. Natal location influences movement and survival of a spatially structured population of snail kites. *Oecologia*, 153(2) :291–301, 2007.
- F. Massol, A. Duputié, P. David, and P. Jarne. Asymmetric patch size distribution leads to disruptive selection on dispersal. *Evolution*, 65(2) :490–500, 2011.
- M. Massot, J. Clobert, P. Lorenzon, and J. M. Rossi. Condition-dependent dispersal and ontogeny of the dispersal behaviour : an experimental approach. *Journal of Animal Ecology*, 71(2) :253–261, 2002.
- S. F. Matter, J. Roland, A. Moilanen, and I. Hanski. Migration and survival of *Parnassius smintheus* : Detecting effects of habitat for individual butterflies. *Ecological Applications*, 14(5) :1526–1534, 2004.

- M. J. Mazerolle and A. Desrochers. Landscape resistance to frog movements. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 83(3) :455–464, 2005.
- M. Mendez, H. C. Rosenbaum, A. Subramaniam, C. Yackulic, and P. Bordino. Isolation by environmental distance in mobile marine species : molecular ecology of franciscana dolphins at their southern range. *Molecular Ecology*, 19(11) :2212–2228, 2010.
- T. Merckx and H. Van Dyck. Habitat fragmentation affects habitat-finding ability of the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* L. *Animal Behaviour*, 74 :1029–1037, 2007.
- T. Merckx, H. Van Dyck, B. Karlsson, and O. Leimar. The evolution of movements and behaviour at boundaries in different landscapes : a common arena experiment with butterflies. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 270(1526) : 1815–1821, 2003.
- T. Merckx, B. Karlsson, and H. Van Dyck. Sex- and landscape-related differences in flight ability under suboptimal temperatures in a woodland butterfly. *Functional Ecology*, 20 (3) :436–441, 2006.
- S. Meylan, J. Belliure, J. Clobert, and M. de Fraipont. Stress and body condition as prenatal and postnatal determinants of dispersal in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Hormones and Behavior*, 42(3) :319–326, 2002.
- C. Miaud, J. Sérandour, R. Martin, and N. Pidancier. Preliminary results on the genetic control of the dispersal in common frog *Rana temporaria* froglets. *Herpetologia Petropolitana*, pages 193–197, 2004.
- D. B. Miles, L. A. Fitzgerald, and H. L. Snell. Morphological Correlates of Locomotor Performance in Hatchling *Amblyrhynchus Cristatus*. *Oecologia*, 103(2) :261–264, 1995.
- F. Mosteller and C. Youtz. Tables of the Freeman-Tukey transformations for the binomial and Poisson distributions. In *Selected Papers of Frederick Mosteller*, pages 337–347. Springer, 2006.
- H. Mouritsen and P. J. Hore. The magnetic retina : light-dependent and trigeminal magnetoreception in migratory birds. *Current Opinion in Neurobiology*, 22(2) :343–352, 2012.

- H. Mouritsen, R. Derbyshire, J. Stalleicken, O. O. Mouritsen, B. J. Frost, and D. R. Norris. An experimental displacement and over 50 years of tag-recoveries show that monarch butterflies are not true navigators. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(18) :7348–7353, 2013.
- J. C. Mueller, P. Korsten, C. Hermannstaedter, T. Feulner, N. J. Dingemanse, E. Matthysen, K. Van Oers, T. Van Overveld, S. C. Patrick, J. L. Quinn, M. Riemenschneider, J. M. Tinbergen, and B. Kempenaers. Haplotype structure, adaptive history and associations with exploratory behaviour of the DRD4 gene region in four great tit (*Parus major*) populations. *Molecular Ecology*, 22(10) :2797–2809, 2013.
- H. Nakazawa, M. Ichikawa, and T. Nagai. Seasonal Increase in Olfactory Receptor Neurons of the Japanese Toad, *Bufo japonicus*, is Paralleled by an Increase in Olfactory Sensitivity to Isoamyl Acetate. *Chemical Senses*, 34(8) :667–678, 2009.
- R. Nathan, W. M. Getz, E. Revilla, M. Holyoak, R. Kadmon, D. Saltz, and P. E. Smouse. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49) :19052–19059, 2008.
- K. Niitepõld, A. D. Smith, J. L. Osborne, D. R. Reynolds, N. L. Carreck, A. P. Martin, J. H. Marden, O. Ovaskainen, and I. Hanski. Flight metabolic rate and Pgi genotype influence butterfly dispersal rate in the field. *Ecology*, 90(8) :2223–2232, 2009.
- P. Nosil, B. J. Crespi, and C. P. Sandoval. Host-plant adaptation drives the parallel evolution of reproductive isolation. *Nature*, 417(6887) :440–443, 2002.
- P. Nosil, S. P. Egan, and D. J. Funk. Heterogeneous genomic differentiation between walking stick ecotypes : isolation by adaptation and multiple roles for divergent selection. *Evolution*, 62(2) :316–336, 2008.
- E. Ockinger and H. Van Dyck. Landscape Structure Shapes Habitat Finding Ability in a Butterfly. *Plos One*, 7(8), 2012.
- K. G. O’Malley and M. A. Banks. A latitudinal cline in the Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) Clock gene : evidence for selection on PolyQ length

- variants. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 275(1653) :2813–2821, 2008.
- K. G. O’Malley, M. J. Ford, and J. J. Hard. Clock polymorphism in Pacific salmon : evidence for variable selection along a latitudinal gradient. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 277(1701) :3703–3714, 2010.
- M. J. O’Riain, J. U. M. Jarvis, and C. G. Faulkes. A dispersive morph in the naked mole-rat. *Nature*, 380(6575) :619–621, 1996.
- H. A. Orr. The probability of parallel evolution. *Evolution*, 59(1) :216–220, 2005.
- L. Orsini, J. Vanoverbeke, I. Swillen, J. Mergeay, and L. De Meester. Drivers of population genetic differentiation in the wild : isolation by dispersal limitation, isolation by adaptation and isolation by colonization. *Molecular Ecology*, 22(24) :5983–5999, 2013.
- K. Ostbye, P. A. Amundsen, L. Bernatchez, A. Klemetsen, R. Knudsen, R. Kristoffersen, T. F. Naesje, and K. Hindar. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* L. species complex during postglacial times. *Molecular Ecology*, 15(13) :3983–4001, 2006.
- M. K. Pancak and D. H. Taylor. Seasonal and daily plasma corticosterone rhythms in american toads, *Bufo americanus*. *General and comparative endocrinology*, 50(3) : 490–497, 1983.
- L. Pardi and F. Scapini. Inheritance of solar direction finding in sandhoppers : Mass-crossing experiments. *Journal of Comparative Physiology*, 151(4) :435–440, 1983.
- S. Pascoal, T. Cezard, A. Eik-Nes, K. Gharbi, J. Majewska, E. Payne, M. G. Ritchie, M. Zuk, and N. W. Bailey. Rapid convergent evolution in wild crickets. *Current Biology*, 24(12) :1369–1374, 2014.
- D. A. Patrick, M. L. Hunter, and A. J. K. Calhoun. Effects of experimental forestry treatments on a Maine amphibian community. *Forest Ecology and Management*, 234 (1) :323–332, 2006.
- D. A. Patrick, A. J. K. Calhoun, and M. L. Hunter. Orientation of juvenile wood frogs, *Rana sylvatica*, leaving experimental ponds. *Journal of Herpetology*, 41(1) :158–163, 2007.

- M. A. Patten, D. H. Wolfe, E. Shochat, and S. K. Sherrod. Habitat fragmentation, rapid evolution and population persistence. *Evolutionary Ecology Research*, 7(2) :235–249, 2005.
- J. A. Pechenik. Larval experience and latent effects - metamorphosis is not a new beginning. *Integrative and Comparative Biology*, 46(3) :323–333, 2006.
- J. A. Pechenik, D. E. Wendt, and J. N. Jarrett. Metamorphosis is not a new beginning. *Bioscience*, pages 901–910, 1998.
- G. Pe’er, K. Henle, C. Dislich, and K. Frank. Breaking functional connectivity into components : a novel approach using an individual-based model, and first outcomes. *PloS one*, 6(8) :e22355, 2011.
- D. A. Peterson, R. Hilborn, and L. Hauser. Local adaptation limits lifetime reproductive success of dispersers in a wild salmon metapopulation. *Nature Communications*, 5 :7, 2014.
- B. L. Phillips, G. P. Brown, J. K. Webb, and R. Shine. Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature*, 439(7078) :803–803, 2006.
- J. B. Phillips, S. C. Borland, M. J. Freake, J. Brassart, and J. L. Kirschvink. ‘Fixed-axis’ magnetic orientation by an amphibian : non-shoreward-directed compass orientation, misdirected homing or positioning a magnetite-based map detector in a consistent alignment relative to the magnetic field? *Journal of Experimental Biology*, 205(24) : 3903–3914, 2002.
- N. Pidancier, C. Miquel, and C. Miaud. Buccal swabs as a non-destructive tissue sampling method for DNA analysis in amphibians. *Herpetological Journal*, 13(4) :175–178, 2003.
- T. Piersma, J. Pérez-Tris, H. Mouritsen, U. Bauchinger, and F. Bairlein. *Is there a migratory syndrome common to all migrant birds ?*, volume 1046. Wiley Online Library, 2005.
- J. M. Pillet and A. Maibach. Gestion intégrée des éléments naturels et de la biodiversité en forêt secondaire. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.*, 91(3) :235–252, 2009.
- H. J. Poethke, T. Hovestadt, and O. Mitesser. Local extinction and the evolution of dispersal rates : Causes and correlations. *American Naturalist*, 161(4) :631–640, 2003.

- S. E. Pope, L. Fahrig, and N. G. Merriam. Landscape complementation and metapopulation effects on leopard frog populations. *Ecology*, 81(9) :2498–2508, 2000.
- D. Porej, M. Micacchion, and T. E. Hetherington. Core terrestrial habitat for conservation of local populations of salamanders and wood frogs in agricultural landscapes. *Biological Conservation*, 120(3) :399–409, 2004.
- J. A. Prevedello, G. Forero-Medina, and M. V. Vieira. Movement behaviour within and beyond perceptual ranges in three small mammals : effects of matrix type and body mass. *Journal of Animal Ecology*, 79(6) :1315–1323, 2010.
- J. G. Prunier, B. Kaufmann, J.-P. Lena, S. Fenet, F. Pompanon, and P. Joly. A 40-year-old divided highway does not prevent gene flow in the alpine newt *Ichthyosaura alpestris*. *Conservation Genetics*, 15(2) :453–468, 2013.
- N. F. Putman. Inherited magnetic maps in salmon and the role of geomagnetic change. *Integrative and comparative biology*, page icv020, 2015.
- N. F. Putman, C. S. Endres, C. M. Lohmann, and K. J. Lohmann. Longitude perception and bicoordinate magnetic maps in sea turtles. *Current Biology*, 21(6) :463–466, 2011.
- N. F. Putman, A. M. Meinke, and D. L. Noakes. Rearing in a distorted magnetic field disrupts the ‘map sense’ of juvenile steelhead trout. *Biology letters*, 10(6) :20140169, 2014a.
- N. F. Putman, M. M. Scanlan, E. J. Billman, J. P. O’Neil, R. B. Couture, T. P. Quinn, K. J. Lohmann, and D. L. G. Noakes. An Inherited Magnetic Map Guides Ocean Navigation in Juvenile Pacific Salmon. *Current Biology*, 24(4) :446–450, 2014b.
- S. Pérez Espona, J. E. McLeod, and N. R. Franks. Landscape genetics of a top neotropical predator. *Molecular ecology*, 21(24) :5969–5985, 2012.
- J. L. Quinn, S. C. Patrick, S. Bouwhuis, T. A. Wilkin, and B. C. Sheldon. *Heterogeneous selection on a heritable temperament trait in a variable environment*, volume 78. Wiley Online Library, 2009.
- T. P. Quinn. Evidence for Celestial and Magnetic Compass Orientation in Lake Migrating Sockeye Salmon Fry. *Journal of Comparative Physiology*, 137(3) :243–248, 1980.

- U. Radespiel and M. W. Bruford. Fragmentation genetics of rainforest animals : insights from recent studies. *Conservation Genetics*, 15(2) :245–260, 2014.
- P. Ralph and G. Coop. Parallel Adaptation : One or Many Waves of Advance of an Advantageous Allele? *Genetics*, 186(2) :647–668, 2010.
- M. Ramenofsky and J. C. Wingfield. *Regulation of migration*, volume 57. Oxford University Press, 2007.
- K. Rasanen and L. E. B. Kruuk. Maternal effects and evolution at ecological time scales. *Functional Ecology*, 21(3) :408–421, 2007.
- C. J. Reading, J. Loman, and T. Madsen. Breeding pond fidelity in the common toad, *Bufo bufo*. *Journal of Zoology*, 225 :201–211, 1991.
- D. Reale, S. M. Reader, D. Sol, P. T. McDougall, and N. J. Dingemanse. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2) :291–318, 2007.
- J. M. Reed, T. Boulinier, E. Danchin, and L. W. Oring. Informed dispersal : Prospecting by birds for breeding sites. In V. Nolan, J. Ketterson, and C. Thompson, editors, *Current Ornithology*, volume 15, pages 189–259. Plenum Press, New York, 1999.
- R. A. Relyea and J. T. Hoverman. The impact of larval predators and competitors on the morphology and fitness of juvenile treefrogs. *Oecologia*, 134(4) :596–604, 2003.
- S. Ren, H. Lai, W. Tong, M. Aminzadeh, X. Hou, and S. Lai. Nonparametric bootstrapping for hierarchical data. *Journal of Applied Statistics*, 37(9) :1487–1498, 2010.
- D. N. Reznick and C. K. Ghalambor. The population ecology of contemporary adaptations : what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica*, 112 :183–198, 2001.
- A. Richter-Boix, G. A. Llorente, and A. Montori. Effects of phenotypic plasticity on post-metamorphic traits during pre-metamorphic stages in the anuran *Pelodytes punctatus*. *Evolutionary Ecology Research*, 8(2) :309–320, 2006.
- A. Richter-Boix, M. Quintela, M. Kierczak, M. Franch, and A. Laurila. Fine-grained adaptive divergence in an amphibian : genetic basis of phenotypic divergence and the

- role of nonrandom gene flow in restricting effective migration among wetlands. *Molecular Ecology*, 22(5) :1322–1340, 2013.
- S. E. Riechert and A. V. Hedrick. A test for correlations among fitness-linked behavioural traits in the spider *Agelenopsis aperta* (Araneae, Agelenidae). *Animal Behaviour*, 46(4) :669–675, 1993.
- T. A. G. Rittenhouse and R. D. Semlitsch. Grasslands as movement barriers for a forest-associated salamander : Migration behavior of adult and juvenile salamanders at a distinct habitat edge. *Biological Conservation*, 131(1) :14–22, 2006.
- T. A. G. Rittenhouse, E. B. Harper, L. R. Rehard, and R. D. Semlitsch. The Role of Microhabitats in the Desiccation and Survival of Anurans in Recently Harvested Oak-Hickory Forest. *Copeia*, 8(4) :807–814, 2008.
- G. R. Robinson, R. D. Holt, M. S. Gaines, S. P. Hamburg, M. L. Johnson, H. S. Fitch, and E. A. Martinko. Diverse and Contrasting Effects of Habitat Fragmentation. *Science*, 257(5069) :524–526, 1992.
- D. Roff. Dispersal in dipterans : its costs and consequences. *The Journal of Animal Ecology*, pages 443–456, 1977.
- D. A. Roff. The evolution of wing dimorphism in insects. *Evolution*, pages 1009–1020, 1986.
- D. A. Roff and D. J. Fairbairn. The genetic basis of dispersal and migration, and its consequences for the evolution of correlated traits. In J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt, and e. al, editors, *Dispersal*, pages 191–202. Oxford University Press, Oxford, 2001.
- D. A. Roff and D. J. Fairbairn. The evolution and genetics of migration in insects. *Bioscience*, 57(2) :155–164, 2007.
- S. Rohwer and D. E. Irwin. Molt, orientation, and avian speciation. *The Auk*, 128(2) : 419–425, 2011.
- G. Rolshausen, G. Segelbacher, K. A. Hobson, and H. M. Schaefer. Contemporary evolution of reproductive isolation and phenotypic divergence in sympatry along a migratory divide. *Current Biology*, 19(24) :2097–2101, 2009.

- S. Romero, J. F. Campbell, and J. R. Nechols. Movement behavior in response to landscape structure : the role of functional grain. *Landscape ecology*, 24(1) :39–51, 2009.
- O. Ronce and J. Clobert. Dispersal syndromes. *Dispersal ecology and evolution*, pages 119–138, 2012.
- O. Ronce, J. Clobert, and M. Massot. Natal dispersal and senescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(2) :600–605, 1998.
- B. Rothermel and R. Semlitsch. Consequences of forest fragmentation for juvenile survival in spotted (*Ambystoma maculatum*) and marbled (*Ambystoma opacum*) salamanders. *Canadian Journal of Zoology*, 84(6) :797–807, 2006a.
- B. B. Rothermel. Migratory success of juveniles : A potential constraint on connectivity for pond-breeding amphibians. *Ecological Applications*, 14(5) :1535–1546, 2004.
- B. B. Rothermel and R. D. Semlitsch. An experimental investigation of landscape resistance of forest versus old-field habitats to emigrating juvenile amphibians. *Conservation Biology*, 16(5) :1324–1332, 2002.
- B. B. Rothermel and R. D. Semlitsch. Consequences of forest fragmentation for juvenile survival in spotted (*Ambystoma maculatum*) and marbled (*Ambystoma opacum*) salamanders. *Canadian Journal of Zoology*, 84(6) :797–807, 2006b.
- K. C. Rowe, A. S. Achmadi, and J. A. Esselstyn. Convergent evolution of aquatic foraging in a new genus and species (Rodentia : Muridae) from Sulawesi Island, Indonesia. *Zootaxa*, 3815(4) :541–564, 2014.
- B. N. Sacks, D. L. Bannasch, B. B. Chomel, and H. B. Ernest. Coyotes demonstrate how habitat specialization by individuals of a generalist species can diversify populations in a heterogeneous ecoregion. *Molecular Biology and Evolution*, 25(7) :1384–1394, 2008.
- H. F. Sakai and B. R. Noon. Between-habitat movement of dusky-footed woodrats and vulnerability to predation. *Journal of Wildlife Management*, 61(2) :343–350, 1997.
- O. E. Sala, F. S. Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, and A. Kinzig. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *science*, 287(5459) :1770–1774, 2000.

- D. A. Saunders, R. J. Hobbs, and C. R. Margules. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation - a Review. *Conservation Biology*, 5(1) :18–32, 1991.
- H. Schielzeth. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(2) :103–113, 2010.
- P. A. Schlegel. Spontaneous preferences for magnetic compass direction in the American red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* (Salamandridae, Urodela). *Journal of Ethology*, 25(2) :177–184, 2007.
- P. A. Schlegel. Magnetic and other non-visual orientation mechanisms in some cave and surface urodeles. *Journal of Ethology*, 26(3) :347–359, 2008.
- P. A. Schlegel and H. Renner. Innate preference for magnetic compass direction in the Alpine newt, *Triturus alpestris* (Salamandridae, Urodela)? *Journal of ethology*, 25(2) : 185–193, 2007.
- B. R. Schmidt and B. R. Anholt. Analysis of survival probabilities of female common toads, *Bufo bufo*. *Amphibia-Reptilia*, 20(1) :97–108, 1999.
- R. L. Schooley and J. A. Wiens. Finding habitat patches and directional connectivity. *Oikos*, 102(3) :559–570, 2003.
- N. Schtickzelle and M. Baguette. Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict dispersal and generate emigration-patch area relationships in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology*, 72(4) :533–545, 2003.
- N. Schtickzelle, G. Mennechez, and M. Baguette. Dispersal depression with habitat fragmentation in the bog fritillary butterfly. *Ecology*, 87(4) :1057–1065, 2006.
- N. Schtickzelle, A. Joiris, H. Van Dyck, and M. Baguette. Quantitative analysis of changes in movement behaviour within and outside habitat in a specialist butterfly. *Bmc Evolutionary Biology*, 7, 2007.
- C. B. Schultz. Dispersal behavior and its implications for reserve design in a rare Oregon butterfly. *Conservation Biology*, 12(2) :284–292, 1998.
- E. W. Schweiger, J. E. Diffendorfer, R. Pierotti, and R. D. Holt. *The relative importance of small-scale and landscape-level heterogeneity in structuring small mammal distributions*. Landscape ecology of small mammals. New York, 1999.

- K. T. Scribner, J. W. Arntzen, N. Cruddace, R. S. Oldham, and T. Burke. Environmental correlates of toad abundance and population genetic diversity. *Biological Conservation*, 98(2) :201–210, 2001.
- R. D. Semlitsch. Differentiating migration and dispersal processes for pond-breeding amphibians. *Journal of wildlife management*, 72(1) :260–267, 2008.
- R. D. Semlitsch and J. R. Bodie. Biological criteria for buffer zones around wetlands and riparian habitats for amphibians and reptiles. *Conservation Biology*, 17(5) :1219–1228, 2003.
- J. P. Sexton, S. B. Hangartner, and A. A. Hoffmann. Genetic isolation by environment or distance : which pattern of gene flow is most common? *Evolution*, 68(1) :1–15, 2014.
- A. Sih, L. B. Kats, and E. F. Maurer. Behavioural correlations across situations and the evolution of antipredator behaviour in a sunfish-salamander system. *Animal Behaviour*, 65 :29–44, 2003.
- A. Sih, A. M. Bell, J. C. Johnson, and R. E. Ziemba. Behavioral syndromes : An integrative overview. *Quarterly Review of Biology*, 79(3) :241–277, 2004.
- A. Sih, J. Cote, M. Evans, S. Fogarty, and J. Pruitt. Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology Letters*, 15(3) :278–289, 2012.
- U. Sinsch. Orientation Behavior of Toads (*Bufo bufo*) Displaced from the Breeding Site. *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 161 (5) :715–727, 1987.
- U. Sinsch. Seasonal-Changes in the Migratory Behavior of the Toad *Bufo Bufo* - Direction and Magnitude of Movements. *Oecologia*, 76(3) :390–398, 1988.
- U. Sinsch. Postmetamorphic dispersal and recruitment of first breeders in a *Bufo calamita* metapopulation. *Oecologia*, 112(1) :42–47, 1997.
- D. K. Skelly, E. E. Werner, and S. A. Cortwright. Long-term distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage. *Ecology*, 80(7) :2326–2337, 1999.
- M. Slatkin. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236 (4803) :787–792, 1987.

- J. E. Smith and G. O. Batzli. Dispersal and mortality of prairie voles (*Microtus ochrogaster*) in fragmented landscapes : a field experiment. *Oikos*, 112(1) :209–217, 2006.
- J. A. Smolinsky, R. H. Diehl, T. A. Radzio, D. K. Delaney, and F. R. Moore. Factors influencing the movement biology of migrant songbirds confronted with an ecological barrier. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(12) :2041–2051, 2013.
- G. Sorci, M. Massot, and J. Clobert. Maternal Parasite Load Increases Sprint Speed and Philopatry in Female Offspring of the Common Lizard. *American Naturalist*, 144(1) : 153–164, 1994.
- P. A. Spaeth. Morphological convergence and coexistence in three sympatric North American species of *Microtus* (Rodentia : Arvicolinae). *Journal of Biogeography*, 36 (2) :350–361, 2009.
- M. Spieler. Can aggregation behaviour of *Phrynomantis microps* tadpoles reduce predation risk? *The Herpetological Journal*, 15(3) :153–157, 2005.
- H. R. Spieth and R. Cordes. Geographic comparison of seasonal migration events of the large white butterfly, *Pieris brassicae*. *Ecological Entomology*, 37(6) :439–445, 2012.
- H. R. Spieth and A. Kaschuba-Holtgrave. A new experimental approach to investigate migration in *Pieris brassicae* L. *Ecological Entomology*, 21(3) :289–294, 1996.
- H. R. Spieth, R. G. Cordes, and M. Dorka. Flight directions in the migratory butterfly *Pieris brassicae* : Results from semi-natural experiments. *Ethology*, 104(4) :339–352, 1998.
- F. Stjernholm, B. Karlsson, and C. L. Boggs. Age-related changes in thoracic mass : possible reallocation of resources to reproduction in butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(3) :363–380, 2005.
- C. A. Stockwell, A. P. Hendry, and M. T. Kinnison. Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(2) :94–101, 2003.
- S. Y. Strauss, J. A. Lau, and S. P. Carroll. Evolutionary responses of natives to introduced species : what do introductions tell us about natural communities? *Ecology letters*, 9 (3) :357–374, 2006.

- A. Takebe, T. Furutani, T. Wada, M. Koinuma, Y. Kubo, K. Okano, and T. Okano. Zebrafish respond to the geomagnetic field by bimodal and group-dependent orientation. *Scientific Reports*, 2 :5, 2012.
- P. D. Taylor and G. Merriam. Wing Morphology of a Forest Damselfly Is Related to Landscape Structure. *Oikos*, 73(1) :43–48, 1995.
- A. R. Templeton, R. J. Robertson, J. Brisson, and J. Strasburg. Disrupting evolutionary processes : the effect of habitat fragmentation on collared lizards in the Missouri Ozarks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10) :5426–5432, 2001.
- C. Teplitsky, S. Plénet, and P. Joly. Tadpoles’ responses to risk of fish introduction. *Oecologia*, 134(2) :270–277, 2003.
- K. Thorup, I.-A. Bisson, M. S. Bowlin, R. A. Holland, J. C. Wingfield, M. Ramenofsky, and M. Wikelski. Evidence for a navigational map stretching across the continental US in a migratory songbird. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(46) : 18115–18119, 2007.
- K. Thorup, R. A. Holland, A. P. Tottrup, and M. Wikelski. Understanding the Migratory Orientation Program of Birds : Extending Laboratory Studies to Study Free-Flying Migrants in a Natural Setting. *Integrative and Comparative Biology*, 50(3) :315–322, 2010.
- J. M. J. Travis and C. Dytham. The evolution of dispersal in a metapopulation : a spatially explicit, individual-based model. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 265(1390) :17–23, 1998.
- J. Tufto. Effects of releasing maladapted individuals : A demographic-evolutionary model. *American Naturalist*, 158(4) :331–340, 2001.
- C. Turlure, N. Schtickzelle, and M. Baguette. Resource grain scales mobility and adult morphology in butterflies. *Landscape ecology*, 25(1) :95–108, 2010.
- C. Turlure, M. Baguette, V. M. Stevens, and D. Maes. Species-and sex-specific adjustments of movement behavior to landscape heterogeneity in butterflies. *Behavioral Ecology*, page arr077, 2011.

- H. Van Dyck and M. Baguette. Dispersal behaviour in fragmented landscapes : Routine or special movements ? *Basic and Applied Ecology*, 6(6) :535–545, 2005.
- H. Van Dyck and E. Matthysen. Habitat fragmentation and insect flight : a changing 'design' in a changing landscape ? *Trends in Ecology & Evolution*, 14(5) :172–174, 1999.
- K. van Oers and J. C. Mueller. Evolutionary genomics of animal personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 365(1560) :3991–4000, 2010.
- K. van Oers, G. de Jong, A. J. van Noordwijk, B. Kempenaers, and P. J. Drent. Contribution of genetics to the study of animal personalities : a review of case studies. *Behaviour*, 142 :1185–1206, 2005.
- C. Van Oosterhout, W. F. Hutchinson, D. P. M. Wills, and P. Shipley. MICRO-CHECKER : software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, 4(3) :535–538, 2004.
- D. Vanvuren and K. B. Armitage. Survival of Dispersing and Philopatric Yellow-Bellied Marmots - What Is the Cost of Dispersal. *Oikos*, 69(2) :179–181, 1994.
- M. Videlier, C. Bonneaud, R. Cornette, and A. Herrel. Exploration syndromes in the frog *Xenopus (Silurana) tropicalis* : correlations with morphology and performance ? *Journal of Zoology*, 294(3) :206–213, 2014.
- L. J. Walston and S. J. Mullin. Variation in amount of surrounding forest habitat influences the initial orientation of juvenile amphibians emigrating from breeding ponds. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 86(2) :141–146, 2008.
- R. S. Waples, D. J. Teel, J. M. Myers, and A. R. Marshall. Life-history divergence in chinook salmon : historic contingency and parallel evolution. *Evolution*, 58(2) :386–403, 2004.
- T. Wardziak, E. Luquet, S. Plénet, J.-P. Léna, L. Oxarango, and P. Joly. Impact of both desiccation and exposure to an emergent skin pathogen on transepidermal water exchange in the palmate newt (*Lissotriton helveticus*). *Dis. Aquat. Org*, 104(3) :215–224, 2013.
- T. Wardziak, L. Oxarango, S. Valette, L. Mahieu-Williame, and P. Joly. Modelling skin

- surface areas involved in water transfer in the Palmate Newt (*Lissotriton helveticus*). *Canadian Journal of Zoology*, 92(8) :707–714, 2014.
- T. B. Watkins. Predator-mediated selection on burst swimming performance in tadpoles of the Pacific tree frog, *Pseudacris regilla*. *Physiological Zoology*, 69(1) :154–167, 1996.
- B. S. Weir and C. C. Cockerham. Estimating f-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38(6) :1358–1370, 1984.
- D. S. Wilcove, C. H. McLellan, and A. P. Dobson. *Habitat fragmentation in the temperate zone*. Conservation biology, Sunderland, 1986.
- A. D. M. Wilson and J. Krause. Personality and metamorphosis : is behavioral variation consistent across ontogenetic niche shifts? *Behavioral Ecology*, page ars123, 2012.
- R. Wiltschko and W. Wiltschko. The magnetite-based receptors in the beak of birds and their role in avian navigation. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 199(2) :89–98, 2013.
- R. Wiltschko, K. Stapput, P. Thalau, and W. Wiltschko. Directional orientation of birds by the magnetic field under different light conditions. *Journal of The Royal Society Interface*, page rsif20090367, 2009.
- W. Wiltschko and R. Wiltschko. Magnetic compass orientation in birds and its physiological basis. *Naturwissenschaften*, 89(10) :445–452, 2002.
- W. Wiltschko, J. Traudt, O. Gunturkun, H. Prior, and R. Wiltschko. Lateralization of magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature*, 419(6906) :467–470, 2002.
- R. C. Wyeth. Should animals navigating over short distances switch to a magnetic compass sense? *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 4 :9, 2010.
- A. Young, T. Boyle, and T. Brown. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(10) :413–418, 1996.
- C. H. Yuen, N. Pillay, M. Heinrichs, I. Schoepf, and C. Schradin. Personality does not constrain social and behavioural flexibility in African striped mice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, pages 1–13, 2015.

- P. A. Zollner and S. L. Lima. Search strategies for landscape-level interpatch movements.
Ecology, 80(3) :1019–1030, 1999.

Table des figures

| | | |
|----|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 1 | Echelles spatiales et temporelles du mouvement d'un organisme animal (Nathan et al 2008). | 15 |
| 2 | Exemple de cycle de vie complexe d'un amphibien (<i>Bufo bufo</i>). | 17 |
| 3 | Représentation des facteurs influençant la dispersion proposée par Clobert et al 2009. | 19 |
| 4 | Relation entre la taille du corps et la vitesse de déplacement d'un iguane (Miles et al 2004). | 22 |
| 5 | Représentation simplifiée du cadre théorique du mouvement (modifié d'après Nathan et al 2008) | 24 |
| 6 | La fragmentation du paysage. | 30 |
| 7 | Illustration de la notion de grain fonctionnel et de taille de grain (relation entre l'échelle de la fragmentation et les capacités de perceptions de différents organismes). | 33 |
| 8 | Représentation intégrative des principales hypothèses formulées sur le sens d'évolution des caractéristiques du mouvement en paysage fragmenté . . . | 39 |
| 9 | Photographies de <i>Bufo bufo</i> | 49 |
| 10 | Elevage des têtards en conditions contrôlées | 51 |
| 11 | Dispositifs utilisés pour les tests réalisés en laboratoire sur des juvéniles. . | 53 |
| 12 | Croisements réciproques permettant l'étude des bases génétiques de l'orientation vectorielle. | 54 |
| 13 | Configuration paysagère propice à l'apparition d'isolement par adaptation induite par l'orientation vectorielle chez le crapaud commun. | 55 |

| | | |
|----|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 14 | Etagère de plateformes expérimentales utilisées pour tester l'orientation vectorielle lors de la première année de ma thèse. | 55 |
| 15 | Satellite views of the four studied populations. Studied ponds are noted by red circles, ponds and forests are highlighted in blue and green, respectively. | 82 |
| 16 | Mean family directions measured in the four populations (A) and measured in the South population after water contamination (B). | 83 |
| 17 | Individual directions measured on juveniles from the South population tested in ambient (A) and inverted magnetic field (B). | 83 |
| 18 | Mean directions of juveniles resulting from cross-breedings experiments. . . | 84 |
| 19 | Genetic models proposed for the mode of inheritance of vector orientation. | 84 |
| 20 | Distribution surface of the probability of detecting vector orientation in simulated populations (p-value) according to variations of the number of first-time migrant produced by each couple (fecundity * larval survival), and the proportion of juveniles coming back to their natal pond when sexually mature (annual recruitment). | 85 |
| 21 | Rose diagrams presenting individual orientations for each family in the four tested populations. | 86 |
| 22 | Rose diagrams presenting individual orientations for cross-breedings experiments. | 87 |
| 23 | Rose diagrams presenting individual orientations after herbicide exposure in the South population. | 88 |
| 24 | Structuration of a replica for cross-breeding protocol in fragmented landscapes. | 112 |
| 25 | Localizations of the studied populations in fragmented landscapes. | 113 |
| 26 | Experimental device used to test juvenile exploratory behaviour. | 114 |
| 27 | Estimates (\pm s.e.) from mixed model analyses of the effect of landscape fragmentation (A) and the effect of the genetic distance between mates (B). | 115 |
| 28 | Hypothèse de la dispersion orientée chez le crapaud commun. | 128 |
| 29 | Routes migratoires de trois espèces d'oiseaux migrateurs permettant de contourner la Méditerranée, le plateau Tibétain et le Golfe du Mexique. . . | 129 |
| 30 | Dispositif expérimental utilisé pour tester l'orientation des adultes en période pré et post-reproduction. | 135 |

| | | |
|----|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 31 | Protocole expérimental permettant de mettre en évidence l'existence d'une colonisation orientée et son lien possible avec l'orientation vectorielle. . . . | 136 |
| 32 | Massifs présentant un fossé migratoire. | 138 |
| 33 | Etude de l'isolement par adaptation induite par l'orientation vectorielle chez <i>Bufo bufo</i> | 139 |
| 34 | Ecouvillonnage buccal | 140 |
| 35 | Exemple de couloir expérimental permettant le test, en conditions semi-naturelles, d'une sélection d'habitat des juvéniles pendant la migration | 141 |
| 36 | Marquage sous cutané injecté dans la palmure d'une patte postérieure . . . | 146 |
| 37 | Position de guet adoptée par les mâles pendant la période de reproduction | 146 |
| 38 | Comparaison du taux de corticostérone avant et après la stabulation en fonction du lieu de stabulation. | 147 |
| 39 | Comparaison du taux de corticostérone avant et après la stabulation en fonction du lieu de stabulation. | 147 |
| 40 | Evolution du comportement en fonction du temps et du lieu de stabulation | 149 |
| 41 | Evolution du comportement en fonction du temps et du lieu de stabulation | 149 |
| 42 | Variations journalières de température et d'hygrométrie mesurées à l'Ecoaquatron pendant la période d'expérimentation | 152 |
| 43 | Températures extérieures moyennes en février sur le site de Vernioz (Isère). | 152 |

Liste des tableaux

| | | |
|----|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 1 | Measures of the magnetic field at the centre of the arena in normal and artificial magnetic condition | 81 |
| 2 | Maximum percentage of deviation between natural and artificial magnetic conditions | 81 |
| 3 | Maximum deviations of the artificial magnetic field between the center of the arena and peripheral areas | 81 |
| 4 | Sensibility analysis of the model to variations in the sharpness of the selective pressure. | 85 |
| 5 | Details of the statistical tests performed at the family level when testing the existence of vector orientation in the four studied populations. | 88 |
| 6 | Details of the statistical tests performed at the population level when testing the existence of vector orientation in the four studied populations. . | 89 |
| 7 | Details of the statistical tests performed at the family level when testing vector orientation inheritance with adjacent cross-breedings. | 89 |
| 8 | Details of the statistical tests performed at the population level when testing vector orientation inheritance with adjacent cross breedings. | 89 |
| 9 | Details of the statistical tests performed at the family level when testing the inheritance of vector orientation with opposite cross-breedings. | 90 |
| 10 | Details of the statistical tests performed at the population level when testing vector orientation inheritance with opposite cross breedings. | 90 |
| 11 | Details of the statistical tests performed at the family level when testing the influence of herbicide exposure with juveniles from the South population. | 91 |
| 12 | Details of the statistical tests performed at the treatment level when testing vector orientation perturbation by herbicides. | 91 |

| | | |
|----|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 13 | Details of the statistical tests performed when testing the influence of the magnetic field on vector orientation. | 91 |
| 14 | Genetic properties of studied populations. | 111 |
| 15 | Influence of landscape fragmentation (controlled with juvenile weight) on juvenile exploratory behaviour. | 112 |
| 16 | Influence of the genetic distances between populations on juvenile exploratory behaviour. | 112 |
| 17 | Populations pairwise F_{st} and geographic pairwise distances. | 116 |
| 18 | Slice tests performed on the effect of landscape fragmentation on juvenile exploratory behaviour performed at the 1st, 2nd and 3rd weight quantiles. | 117 |
| 19 | Slice test analysis on the effect of the genetic distance between mates on toadlets weight. | 117 |
| 20 | Influence of landscape fragmentation on the number of patch explored by juveniles | 117 |
| 21 | Influence of the genetic distance between mates on the number of patch explored by juveniles | 117 |
| 22 | Slice tests analysis on the effect of the genetic distance between mates on juvenile exploratory behaviour performed at the 1st, 2nd and 3rd weight quantiles. | 118 |